

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ  
ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

**С.И.ЛЕБЕДЕВ**

заслуженный деятель науки УССР,  
доктор биологических наук, профессор

# **Физиология растений**

Издание третье,  
переработанное  
и дополненное

Допущено Управлением высшего  
и среднего специального образо-  
вания Государственного агропро-  
мышленного комитета СССР в  
качестве учебника для студентов  
высших учебных заведений по аг-  
рономическим специальностям

МОСКВА ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1988



ББК 41.2  
Л33  
УДК 581.1(075.8)

Рецензенты: доктор сельскохозяйственных наук *М. П. Савченко*, доктор биологических наук *З. Д. Баранникова*, кандидат биологических наук *В. М. Бурень*.

**Лебедев С. И.**

**Л33** Физиология растений. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Агропромиздат, 1988. — 544 с.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).  
ISBN 5—10—000574—2

В учебнике рассмотрены процессы жизнедеятельности и функции растения на клеточном, субклеточном, молекулярном уровнях и на уровне целостного организма. Большое внимание уделено фотосинтезу, дыханию, минеральному питанию, водообмену, росту и развитию растений. Изложено учение о регуляторных системах растительного организма. Даны теоретические положения физиологии растений как научной основы растениеводства и земледелия, системные подходы при разработке интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур. В третьем издании (второе вышло в 1982 г.) отражены новейшие достижения науки.

Для студентов вузов по агрономическим специальностям.

Л 3803010300—408 КБ—53—27—87  
035(01)—88

**ББК 41.2**

ISBN 5—10—000574—2

© Издательство «Колос», 1982

© ВО «Агропромиздат», 1988, с изменениями



---

## **ВВЕДЕНИЕ**

### **ПРЕДМЕТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Всесторонняя интенсификация экономики на основе достижений науки и ускорения научно-технического прогресса во всех отраслях народного хозяйства — главнейшая задача экономического и социального развития нашей страны.

Интенсивно развивается важнейшая отрасль народного хозяйства — сельскохозяйственное производство, осуществлена его интеграция с соответствующими отраслями промышленности в едином агропромышленном комплексе, постоянно растет технический потенциал сельского хозяйства, воплощаются в практику новые фундаментальные научные и технические идеи и разработки, биотехнология, методы программирования урожайности, зональные системы земледелия, ЭВМ, интенсивные технологии возделывания сельскохозяйственных культур, более совершенные технологии хранения и переработки продуктов земледелия. Устанавливается более тесная связь между наукой и производством, реализуется формула научно-технического прогресса: наука — технология — производство. Осуществляются мероприятия, обеспечивающие совместное гармоничное развитие природы и общества, рациональное и эффективное использование законов биосферы, частицей которой является человек.

В биосфере главенствующее положение занимает растительный мир — основа жизни на нашей планете. Растение обладает уникальным свойством — способностью накапливать энергию света в органических веществах в процессе фотосинтеза. Природа в течение многовековой эволюции создала на Земле отрегулированный круговорот веществ и энергии, в котором ведущая роль принадлежит лучистой энергии и зеленым растениям.

Растительные организмы, как и другие живые системы, подчиняются физико-химическим законам превращения веществ и энергии, а особенности их жизни заключаются в специфике строения и способах взаимодействия со средой.

Изучением процессов жизнедеятельности и функций растительного организма занимается наука физиология растений (от греч. *physis* — природа и *logos* — понятие, учение).

Исследования проводятся в очень широком диапазоне: начиная от молекулярно-биологического, биохимического и клеточного уровней и кончая такими высокоинтегрированными системами, как целое растение и даже растительное сообщество — агрофитоценоз.

Физиология растений достигла за последние два десятилетия значительных успехов в выяснении внутренней организации физиологических явлений и процессов и их значения в жизни клетки и целого растения. Это очень важно для разработки и создания интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур, оптимизации условий питания и роста растений, разработки биотехнологий, применения химических синтетических аналогов физиологически активных веществ, что будет способствовать повышению продуктивности растений и их устойчивости к неблагоприятным факторам среды.

Представляет большой научный интерес и является важной практической задачей выявление и реализация максимальной потенциальной продуктивности сельскохозяйственных культур, а также получение высококачественной продукции. В связи с этим необходимо знать физиолого-биохимические основы жизни растений, реакции растительного организма на внешние условия. Особенно большое значение имеют слагаемые продукционного процесса, фотосинтез, критические периоды онтогенеза, адаптационные особенности и защитно-приспособительные реакции растительного организма — общие (неспецифические) и специфические, процессы обмена веществ и энергии, физиология опыления и оплодотворения растений.

Возрастающее значение приобретает физиология растений в селекции. Установление и познание физиолого-генетических связей в живой растительной клетке позволят в большей мере выявлять и наследственно закреплять количественные и качественные признаки растения, а также управлять формированием урожайности путем направленного распределения ассимилятов.

Приоритетным направлением в теории и практике физиологии растений становится познание механизмов саморегулирования и самонастраивания жизненных процессов целого растения и создание на этой основе кибернетических методов регулирования (управления) процессами обмена веществ, энергии и формированием продуктивности растительных организмов и агрофитоценозов — посевов, адаптивных систем в различных почвенно-климатических условиях.

Для этой цели, кроме физиологических и биофизико-химических методов, должны применяться математическое моделирование потенциальной продуктивности для конкретных условий выращивания растений и исследование моделей на ЭВМ

с помощью вычислительно-логических алгоритмов триады «модель — алгоритм — программа».

Физиология растений является наиболее развитой отраслью экспериментальной ботаники, которая в XIX в. выделилась в самостоятельную науку. Она тесно связана с химией, физикой, биохимией, биофизикой, микробиологией, молекулярной биологией.

Все функции зеленого автотрофного растения — питание, дыхание, рост, развитие, размножение, а также безграничное разнообразие различных жизненных явлений — можно свести к процессам превращения веществ и энергии, изменения и развития форм растительных организмов. Функции каждого органа растения непосредственно влияют на деятельность растения в целом, зависят от других органов и взаимосвязаны. Создание и накопление растением органических веществ — результат взаимосвязанных физиологических процессов, интенсивность которых определяется особенностями самого растения и условиями, в которых оно выращивается.

Главная задача физиологии растений — познание закономерностей жизнедеятельности растительного организма в онтогенезе в различных условиях среды. Методологической основой этой науки, как и всех других наук, является диалектический материализм, который исходит из представлений о жизни как особой форме движения материи.

Диалектический материализм как философская система служит ключом к пониманию и объяснению сложности и многогранности явлений живой природы и растительного организма в частности. Каждый из основных законов диалектики отражает какую-либо существенную сторону развития объективного мира. Применение законов диалектики как метода познания в физиологических исследованиях на современном научно-техническом уровне открывает новые научные и широкие практические перспективы.

Проявление элементов диалектики прослеживается в истории развития учения о клетке от Р. Гука до наших дней. Электронно-микроскопические исследования ультраструктурной организации клетки, исследование функций органелл и различных компонентов клетки на субклеточном и молекулярном уровнях и изучение клетки как целостной термодинамической системы — свидетельство действенности законов диалектики в биологии.

Величайшее достижение биологии нашего столетия — открытие материальных носителей жизненных функций — нуклеотидов, в частности ДНК. Это ставит новые проблемы, связанные с возможностью влиять на растительный организм.

Если в XIX и начале XX в. роль науки заключалась в том, что она открывала законы природы и намечала пути их ис-

пользования на практике, то в настоящее время ее роль значительно возросла — наука должна непосредственно определять технологические процессы. Дальнейшее развитие отраслей современного производства стало возможным на основе научного эксперимента и соответствующих исследований. Институт, лаборатория, ферма, поле, завод составляют единый научно-производственный комплекс.

Успехи химии, физики и математики в значительной мере влияют на дальнейшее развитие физиологии растений. Прочный контакт с биохимией, биофизикой способствует совершенствованию ее методов исследования, благодаря чему физиология растений становится более точной наукой.

Бурное развитие биохимии, задачей которой является изучение химических превращений, происходящих в процессе жизнедеятельности организмов, способствует изучению обмена веществ и энергии автотрофного зеленого растения на субклеточном и молекулярном уровнях. Определенное влияние на развитие физиологии растений оказывает кибернетика, которая изучает процессы управления в различных системах (технике, экономике и живой природе).

В современной физиологии растений различают шесть принципиально важных направлений.

Биохимическое направление рассматривает функциональное значение разнообразных органических веществ, образующихся в растениях в процессе фотосинтеза, дыхания, выявляет закономерности минерального (почвенного) питания растений, исследует пути биосинтеза органических соединений из простейших минеральных веществ ( $\text{CO}_2$ , вода, аммиак, нитраты, серная и фосфорная кислоты, магний, кальций, калий, микроэлементы), раскрывает роль минеральных веществ как регуляторов состояния коллоидов и катализаторов и как центров электрических явлений в клетке, участие их в синтезе органических соединений.

Биофизическое направление изучает вопросы энергетики клетки, электрофизиологии растения, физико-химические закономерности водного режима, корневого питания, роста, раздражения, фотосинтеза и дыхания растений.

Онтогенетическое направление исследует возрастные закономерности развития растений, которые зависят от внутренних биохимических и биофизических процессов, морфогенез и возможные пути управления развитием растений (фотопериодизм, светокультура, закаливание растений и др.).

Эволюционное, или сравнительное, направление вскрывает особенности филогенеза вида, особей, индивидуального развития растений при определенных внешних условиях, изучает онтогенез как функцию генотипа, которая сложилась

в филогенезе, в процессе возрастных изменений растений и зависит от наследственной конституции и внешних условий.

Экологическое направление исследует зависимость внутренних процессов растительного организма от внешней среды. Задача этого направления — разработать эффективные приемы воздействия на растения с целью применения в сельскохозяйственном производстве (внесение удобрений, сбалансированных по соотношению питательных веществ, создание наилучшего светового и оптимального водного режимов рациональным размещением растений на площади, увеличение содержания белков, сахара в продуктах, повышение устойчивости растений к неблагоприятным внешним условиям).

Синтетическое, или кибернетическое, направление изучает общие закономерности роста растений, энергетики и кинетики взаимосвязанных процессов: фотосинтеза, дыхания, питания и органообразования. Процессы жизнедеятельности можно понять, лишь принимая во внимание целостность всего организма.

Растение, как и животное, — это чрезвычайно сложная, целостная, саморегулирующаяся кибернетическая система. Кибернетика исследует конкретные биофизические и биохимические приспособительные процессы и реакции организма и разрабатывает способы регуляции и управления процессами в биологических системах. Экологическое и кибернетическое направления обуславливают связь между глубоким проникновением в сущность физиологических процессов, происходящих в растительных организмах, и практикой земледелия. Только такая связь с производством обеспечивает повышение эффективности науки.

Для фундаментальных исследований процессов жизнедеятельности растений все направления в физиологии растений в одинаковой степени важны, они взаимосвязаны.

По традиции в физиологии растений жизненные явления расчленены на дискретные (прерывистые) этапы: фотосинтез, дыхание, водообмен, минеральное питание, обмен органических веществ, рост, развитие, созревание семян и плодов, устойчивость растений. По такому принципу построена и действующая программа курса физиологии растений для высших учебных заведений, что наиболее экономично и удобно для описания, познания природы и механизмов сложных явлений, их интеграции в целостном растении. В основе всех жизненных процессов и функций растительного организма лежат явления, происходящие в живой клетке, которые и определяют закономерные реакции целого растения, поэтому изучение физиологии растений начинается с физиологии и биохимии клетки.

В учебнике в основу изложения жизненных процессов, происходящих в растениях, положен индуктивный метод: явление,

функция или процесс, его проявление, сущность явления, процесса, механизм, роль и значение его в метаболизме и в продукционном процессе целого растительного организма.

## **КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

Физиология растений как самостоятельная наука возникла на рубеже XVIII и XIX столетий. Она имеет долгую историю, богатую открытиями и событиями. Если возникновение физиологии растений как науки о жизненных процессах растений отнести ко времени открытия Дж. Пристли фотосинтеза в 1771 г., ее возраст превышает 200 лет. Формальной датой зарождения физиологии растений считают 1800 г., когда был издан пятитомный труд швейцарского ботаника Ж. Сенебье (1742—1809) «Физиология растений». Он дал и название этой науке. За указанный период в физиологии растений произошли важнейшие открытия: фотосинтеза и дыхания как основных преобразователей материи и энергии, способности бобовых и некоторых других видов к симбиозу с азотфиксирующими организмами, роли водного баланса растений и адаптации их к экстремальным почвенно-климатическим условиям, фотопериодизма — явления, обуславливающего переход растений от вегетативного развития к репродуктивному в зависимости от относительной продолжительности дня и ночи, эндогенных регуляторов — фитогормонов, являющихся медиаторами между генетической программой и ее реализацией в онтогенезе вида, реституции у растительных клеток, т. е. способности восстанавливать из отдельных свободноживущих вегетативных клеток целые растения, и др.

Зарождение физиологии растений в России относится ко второй половине XIX столетия. Основоположниками этой науки в нашей стране являются Андрей Сергеевич Фаминцин (1835—1918) и Климентий Аркадьевич Тимирязев (1843—1920). А. С. Фаминцин — первый академик, физиолог растений Российской академии наук, организатор петербургской школы физиологов растений. В 1867 г. он создал в Петербургском университете самостоятельную кафедру физиологии растений. А. С. Фаминцин — автор монографии «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883 г.) и первого отечественного учебника по физиологии растений (1887 г.). Основные научные труды этого ученого посвящены фотосинтезу и обмену веществ в растениях. Он доказал, что ассимиляция углекислого газа и образование крахмала могут происходить при искусственном освещении.

В дореволюционной России центром науки физиологии растений в системе Академии наук была лаборатория анатомии и физиологии растений, возглавляемая академиком А. С. Фамин-

циным. В этой лаборатории в 1892 г. Д. И. Ивановский открыл вирусы, а в 1908 г. М. С. Цвет разработал принципы адсорбционно-хроматографического анализа. Среди учеников А. С. Фаминина широко известны О. В. Баранецкий, С. Н. Виноградский, В. А. Ротерт, А. А. Рихтер и др. Несмотря на малочисленность ученых этой отрасли науки (в 1896 г. их было 15), физиология растений в России проявила свою самобытность, самостоятельность и завоевала всеобщее признание.

Для развития современной физиологии растений большое значение имеет победа материалистического мировоззрения в биологии над идеалистическим. Успехи в развитии физиологии растений зависели от преодоления метафизического подхода к анализу жизненных явлений и применения единственно научного метода познания окружающего нас мира — материалистической диалектики. Большая роль в этом принадлежит выдающемуся русскому биологу-материалисту К. А. Тимирязеву.

Жизнь и научное творчество К. А. Тимирязева — одна из блестящих страниц истории биологической науки. Основу научного творчества К. А. Тимирязева составляли две кардинальные проблемы — космическая роль растения и эволюционное учение Ч. Дарвина.

К. А. Тимирязев — организатор московской школы физиологов, страстный дарвинист и пропагандист эволюционного учения, физиолог растений и теоретик рационального земледелия. В 1870—1892 гг. К. А. Тимирязев — профессор Петровской земледельческой и лесной академии (ныне Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева), в 1878—1911 гг. — профессор Московского университета.

Основные исследования К. А. Тимирязева по физиологии растений посвящены процессу фотосинтеза. Для проведения опытов он сконструировал ряд оригинальных приборов. К. А. Тимирязев установил зависимость фотосинтеза от интенсивности света и его спектрального состава, показал, что ассимиляция растениями углерода из углекислого газа воздуха происходит за счет энергии солнечного света, главным образом красных и синих лучей, поглощаемых хлорофиллом.



Климентий Аркадьевич Тимирязев (1843—1920).

К. А. Тимирязев впервые высказал мысль о том, что хлорофилл физически и химически участвует в процессе фотосинтеза, это было подтверждено экспериментально. Он показал, что интенсивность фотосинтеза пропорциональна поглощенной энергии при низкой интенсивности света, а при ее увеличении происходит световое насыщение фотосинтеза. К. А. Тимирязев также доказал применимость к процессу фотосинтеза закона сохранения энергии и первого принципа фотохимии.

В 1867 г. по предложению Д. И. Менделеева К. А. Тимирязев заведовал опытным полем в Симбирской губернии, где он проводил опыты, связанные с действием минеральных удобрений на урожай, показавшие эффективность их применения.

По инициативе К. А. Тимирязева в 1872 г. на территории Петровской земледельческой и лесной академии был построен первый в России вегетационный домик, а в 1896 г. он организует на Всероссийской выставке в Нижнем Новгороде (ныне г. Горький) показательную опытную станцию с вегетационным домиком.

В физиологии растений К. А. Тимирязев видел основу рационального земледелия и широко это пропагандировал.

В связи с неурожаем в России в 1891 г. из-за сильной засухи К. А. Тимирязев выступил с публичной лекцией «Борьба растений с засухой», в которой рекомендовал земледельцам практические меры уменьшения вреда от нее.

К. А. Тимирязев был прекрасным лектором, пропагандистом материалистических принципов в биологии, его девиз: «Работать для науки и писать для народа, т. е. популярно». Основные произведения К. А. Тимирязева: «Жизнь растения» (1878), «Чарлз Дарвин и его учение» (1883), «Столетние итоги физиологии растений» (1901), «Земледелие и физиология растений» (1906), «Успехи ботаники в XX веке» (1917), «Солнце, жизнь и хлорофилл» (1920), «Наука и демократия» (1920), «Исторический метод в биологии» (1922).

Интенсивное развитие физиологии растений в нашей стране произошло в годы Советской власти. На базе лаборатории биохимии и физиологии растений (бывш. лаборатория анатомии и физиологии растений) в 1934 г. в системе Академии наук СССР создан Институт физиологии растений, которому в 1936 г. присвоено имя К. А. Тимирязева. Сейчас это ведущее научное учреждение в СССР, сыгравшее большую роль в развитии отечественной физиологии растений. С ним связаны имена таких известных ученых, как А. А. Курсанов, М. Х. Чайлахян, П. А. Генкель, Ю. В. Ракитин, Р. Г. Бутенко, А. А. Ничипорович, И. И. Туманов и др.

В ряде союзных республик в системе академий наук также имеются институты физиологии и биохимии растений (в Киеве, Минске, Новосибирске, Душанбе).



Физиология растений сначала развивалась как наука о почвенном питании. Позже она начала изучать воздушную среду как материальный источник существования зеленого растения. Характерной особенностью зеленых растений, отличающей их от животных организмов и бесхлорофильных растений, является способность питаться неорганическими веществами, превращая их в органические. Поэтому на протяжении всей истории развития физиологии растений проблема питания растительных организмов, превращения в них неорганических веществ в органические занимала центральное место. Открытие закона сохранения материи и энергии было основой для дальнейшего развития физиологии.

Одним из первых ученых, пытавшихся экспериментально выяснить, как питаются растения, был голландец Ван-Гельмонт (1577—1644). Он проводил исследования, которые стали основой так называемой водной теории питания растений. Позже эта теория была опровергнута как ошибочная, однако она сыграла положительную роль в борьбе с религиозно-идеалистическим мировоззрением.

Важная роль почвы и воздуха как источников питания растений была открыта в XVIII в. Гениальный русский ученый М. В. Ломоносов (1711—1765) высказал мысль, что растение формируется с помощью листьев за счет окружающей атмосферы. Он впервые сформулировал идею о воздушном питании растений, и это произошло почти за 20 лет до открытия Д. Пристли, Ж. Сенебье и Н. Соссюром фотосинтеза.

Несмотря на то что была открыта способность растений усваивать углекислый газ из воздуха, оказалось много сторонников так называемой гумусной теории питания растений. Представителем ее был немецкий ученый А. Тээр. Он не придавал значения воздушному питанию растений и считал, что органические вещества они берут непосредственно из почвы. Позже немецкий химик Ю. Либих в книге «Химия в применении к земледелию и физиологии растений» подверг острой критике гумусную теорию. Он утверждал, что необходимо возвращать в почву элементы, которые ежегодно выносятся с урожаем. Однако, по мнению Ю. Либиха, возвращать в почву необходимо лишь минеральную составную часть растения, азоту ученый не придавал значения, считая, что его достаточно в воздухе в виде аммиака и что он поступает в почву вместе с атмосферными осадками. Неправильным было утверждение Ю. Либиха о необходимости возвращения в почву кремнекислоты.

Французский агрохимик и физиолог Ж. Буссенго, который впервые стал выращивать растения в специальных вегетационных сосудах, опроверг ошибочные представления Ю. Либиха. Исследованиями Ж. Буссенго и немецкого ученого Г. Гельри-



Дмитрий Николаевич Прянишников  
(1865—1948).



Евгений Филиппович Вотчал  
(1864—1937).

геля была установлена способность бобовых растений усваивать молекулярный азот атмосферы, а русский ботаник М. С. Воронин в 1866 г. доказал, что на корнях бобовых из паренхимных тканей образуются клубеньки, в клетках которых находятся клубеньковые бактерии. Русский микробиолог С. Н. Виноградский открыл хемосинтез и бактерий, с помощью которых этот процесс происходит, они играют большую роль в природе.

Крупнейший агрохимик, физиолог и биохимик растений, основоположник советской школы агрохимии, ученик К. А. Тимирязева Д. Н. Прянишников (1865—1948) всесторонне изучил азотный обмен и другие актуальные вопросы минерального питания культурных растений. Д. Н. Прянишниковым и учеными его школы было установлено, что правильное использование удобрений является мощным фактором регулирования физиологических процессов, происходящих в растениях, и формирования урожая. Дальнейшее развитие учение о минеральном питании получило в работах Д. А. Сабинина, Ф. Ф. Мацкова, Я. В. Пейве и др.

В середине XIX в. началось изучение фотосинтеза как энергетического процесса. Работами К. А. Тимирязева было доказано, что законы сохранения энергии относятся и к физиологии растений, в частности к такому важному процессу жизнедеятельности, как фотосинтез. Его идеи были развиты в трудах

русских и советских ученых — В. И. Палладина, В. Н. Любименко, Е. Ф. Вотчала, М. А. Монтеверде, Н. М. Гайдукова, А. А. Красновского, А. Н. Теренина, А. А. Ничипоровича, Т. Н. Годнева.

Дыхание — одна из важнейших функций, свойственных всем живым организмам. Первые эксперименты по изучению дыхания растений были проведены в конце XVIII в. Французский химик А. Лавуазье придерживался ошибочного мнения, что природа процессов дыхания и горения идентична. В раскрытии химизма дыхания ведущую роль играют работы русских ученых А. Н. Баха, В. И. Палладина, С. П. Костычева, немецкого ученого О. Варбурга и американца Д. Кейлина.

Большое влияние на развитие физиологии растений оказало учение Ч. Дарвина, согласно которому история развития органической формы тесно связана с функцией и внешними условиями.

Крупный вклад в развитие физиологии в нашей стране внес основоположник экологической физиологии растений Н. А. Максимов (1880—1952). Широко известны работы Н. А. Максимова и его учеников (И. И. Туманова, Ф. Д. Сказкина, В. И. Разумова, Б. С. Мошкова, Л. И. Джапаридзе, В. Г. Александрова, А. Ф. Клешнина, В. М. Лемана, И. В. Красовской и др.) в области физиологии морозостойкости, засухоустойчивости, роста и развития, светокультуры растений. В настоящее время светокультура (выращивание растений в условиях искусственного освещения) широко применяется в тепличных хозяйствах, в селекционных и научно-исследовательских учреждениях, в исследованиях по космической биологии. С именем Н. А. Максимова связано начало теоретических исследований по физиологии ростовых веществ и практическому применению стимуляторов роста в различных областях растениеводства.

Большой вклад в физиологию растений внесли основоположник учения о фитогормонах Н. Г. Холодный и создатель гормональной теории развития растений М. Х. Чайлахян. Важно в теоретическом и практическом отношении успешно развиваемое А. Л. Курсановым направление, изучающее растительный организм как целостную термодинамическую, метаболическую систему, взаимосвязи физиологических процессов в



Николай Александрович Максимов (1880—1952).

растении, их биохимические механизмы. Развитие физиологии растений в нашей стране характеризуется широким охватом проблем науки и глубоким проникновением в суть исследуемых вопросов.

Особенностью начального периода развития физиологии растений в России было то, что она считалась наукой университетской, которой придавалось лишь общеобразовательное значение. Призыв К. А. Тимирязева к тому, чтобы физиология растений заняла по отношению к агрономии такое же место, как физиология человека и животных по отношению к медицине, долго не находил отклика, несмотря на авторитет и популярность ученого. Характерной чертой развития физиологии растений как науки в наше время является то, что она тесно связана с практикой и служит теоретической основой агрономии, научного земледелия, обоснованием агротехнических приемов. Научились не только понимать физиологические функции, но и влиять на них. Благодаря «биохимизации» физиология растений все глубже постигает различные стороны процесса обмена веществ.

Следует отметить значительные достижения в изучении таких явлений, как фотосинтез, корневое и некорневое питание, зимостойкость и засухоустойчивость, действие физиологически активных веществ, стимуляторов, гербицидов, влияние света и температуры, дыхание растений, роль и значение нуклеинового обмена, физиология больного растения.

## **МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

Основной метод познания процессов, явлений в физиологии — эксперимент, опыт. Следовательно, физиология растений — наука экспериментальная.

Для изучения физико-химической сущности функций, процессов в физиологии растений широко применяют методы: лабораторно-аналитический, вегетационный, полевой, меченых атомов, электронной микроскопии, электрофореза, хроматографического анализа, ультрафиолетовой и люминесцентной микроскопии, спектрофотометрии и др. Кроме того, используют фитотроны и лаборатории искусственного климата, в которых выращивают растения и проводят опыты в условиях определенного состава воздуха, нужной температуры и освещения. С помощью этих методов физиологи исследуют растения на молекулярном, субклеточном, клеточном и организменном (интактное растение) уровнях.

В биологических исследованиях широко применяют электронные микроскопы просвечивающего типа с разрешающей способностью 0,15—0,5 нм, в которых объект рассматривают

в электронных лучах, проходящих через него. Значительное увеличение разрешающей способности электронных микроскопов по сравнению со световыми обуславливается тем, что длина волны электронов на пять порядков меньше длины волны ультрафиолетовых лучей. Кроме того, для биологических исследований применяют так называемые растровые электронные микроскопы, в которых изображение создается по принципу телевизионных приемников. Разрешающая способность растровых микроскопов равна 20—40 нм, с их помощью изучают строение поверхности пыльцы, эпидермального слоя клеток, формы клеток и др. Применение электронной микроскопии имеет большое значение для развития биологической науки в целом и физиологии растений в частности.

Исследование ультраструктуры органоидов растительной клетки (хлоропластов, митохондрий, рибосом, мембранных структур) дало возможность раскрыть суть процессов фотосинтеза и дыхания, которые определяют возможность самой жизни на нашей планете. Изучение строения клеточных оболочек, открытие цитоплазматических мембранных структур способствовали выяснению процессов обмена веществ и энергии в клетке, структуры и функции органоидов растительной клетки. Большое принципиальное значение имеет электронно-микроскопическое исследование строения РНК и ДНК, локализации их на структурных компонентах клетки. Результаты этих исследований легли в основу раскрытия генетической роли ядра и проблемы наследственности.

Для исследования в растениях процессов фотосинтеза, корневого питания, водного режима, синтеза органических веществ, обмена веществ и т. д. широко применяют радиоактивные и стабильные изотопы. Для этого используют метод меченых атомов: в растение через листья или корни вводят вещества, содержащие изотопы элементов, а потом определяют наличие их в тканях органов растений или в отдельных веществах, выделенных из растений. Методы измерения радиоактивности основаны на способности излучений радиоактивного распада ионизировать атомы, встречающиеся на их пути в специальной ионизационной камере. Радиоактивные изотопы углерода  $^{14}\text{C}$  и фосфора  $^{32}\text{P}$  при распаде излучают  $\beta$ -частицы — электроны. Для измерения таких излучений применяют счетчик Гейгера — Мюллера и специальные пересчетные приборы. Стабильные изотопы определяют на масс-спектрометре. Принцип действия этого прибора заключается в том, что используемый элемент вводят в трубку масс-спектрометра в форме газообразного соединения, газ ионизируется, и ионы с разной массой распределяются под действием электрического и магнитного полей. Соотношение концентраций изотопов определяют путем измерения соответствующих показателей силы электрического тока.

## ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Перед учеными-физиологами стоят многообразные задачи: изучение обмена веществ и энергии в растительном организме, фотосинтеза, хемосинтеза, биологической фиксации азота из атмосферы и корневого питания растений, разработка методов повышения использования растениями солнечной энергии и питательных веществ почвы, обогащения почвы азотом, создание новых, более эффективных форм удобрений и разработка методов их применения, исследование действия биологически активных веществ, разработка методов более продуктивного расходования воды растением.

Интенсивное применение минеральных удобрений, гербицидов, физиологически активных веществ, химических препаратов для защиты растений от болезней и вредителей требует глубокого и всестороннего изучения их влияния на рост и обмен веществ растительных организмов с целью значительного повышения продуктивности сельскохозяйственных растений.

Для физиологии растений как теоретической основы научного земледелия наиболее актуальны следующие задачи:

- разработка биохимической теории корневого питания растений в целях более эффективного использования минеральных удобрений и повышения продуктивности растений;

- выяснение механизма фотосинтеза, т. е. путей устойчивой фиксации энергии, и разработка методов повышения использования растениями солнечной энергии;

- раскрытие механизма биологической фиксации азота атмосферы и использования его высшими растениями;

- разработка приемов более продуктивного использования воды растением;

- изучение молекулярно-биологических основ развития растительных организмов в целях управления этими процессами;

- исследование систем регуляции и регуляторных функций растений, которые связаны со свойством различных структур, и получение информации о связях физиологических функций растения с условиями внешней среды, необходимой для разработки агрономической кибернетики;

- изучение процессов и механизмов распределения ассимилятов в онтогенезе растений в целях направленного формирования урожаев;

- развитие научных основ получения физиологически активных веществ и применения их в растениеводстве;

- познание процессов саморегулирования физиологических функций и самонастраивания целого растительного организма.

Реализация указанной программы исследований имеет большое значение для ускорения научно-технического прогресса в земледелии.

# ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

## СУЩНОСТЬ ЖИЗНИ И ХАРАКТЕРНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВОГО ОРГАНИЗМА

Жизнь — это особая, высшая по сравнению с физической и химической, форма движения материи, которая возникла на определенном этапе ее исторического развития и представлена на нашей планете большим количеством индивидуальных систем.

«Жизнь, — по определению Ф. Энгельса, — *есть способ существования белковых тел*, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел»\*. Таким образом, Ф. Энгельс охарактеризовал «белковые тела» как материальный субстрат жизни, а обмен веществ — как основной фактор его существования.

Понятие о белковых телах близко к современным представлениям о протопласте, состоящем из белков, нуклеиновых кислот, липидов, сложных углеводов и других органических веществ. Оно не совпадает с понятием о химически индивидуальных белках, которые можно выделить и изолировать из живых организмов. Всюду, где возникала жизнь, были найдены белки. Они составляют структурную основу протопласта клетки, биокатализаторов (ферментов), запасных веществ, играют решающую роль во всех жизненных процессах и выполняют самые разнообразные функции. Протопласту как полимолекулярной системе свойственны форма движения, характерная для жизни, биологический обмен веществ, который представляет собой основу жизненных процессов, происходящих в растительных организмах, является совокупностью большого количества биохимических и биофизических реакций в клетках, связанных в единое целое.

Современное естествознание расширило и конкретизировало определение сущности жизни, данное Ф. Энгельсом. Было выяснено, что развитие любых организмов тесно связано не только с белками, но и с нуклеиновыми кислотами ДНК и РНК — носителями наследственной информации об организме. Основными молекулами живых систем (организмов) являются биополимеры: белки (полипептиды) и ДНК и РНК (полинуклеотиды), а основной признак жизни — самовоспроизведение с

---

\* Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 82.

мообновление белковых тел, в основе которого лежит саморепликация, т. е. удвоение молекулы ДНК с передачей рождающейся клетке генетической информации. В соответствии с этим академик В. И. Гольдманский дает следующее определение сущности жизни: жизнь есть форма существования биополимерных тел (систем), способных к саморепликации в условиях постоянного обмена веществом и энергией с окружающей средой.

Обмен веществ состоит из ассимиляции и диссимиляции, т. е. включает процессы синтеза и распада. С помощью обмена веществ осуществляется взаимодействие организма с окружающей средой. Каждому организму свойственна наследственность, которая обеспечивает определенный порядок обмена веществ, исторически сложившийся под непосредственным влиянием внешних условий. Кроме того, растительный организм обладает свойством избирательности, которая выражается потребностью в определенных условиях, необходимых для его роста и развития.

### **АНАЛИЗ И СИНТЕЗ (ИНТЕГРАТИЗМ) В БИОЛОГИИ**

Любой организм, в том числе растение, сохраняя до известной степени неизменными состав и структуру, в то же время постоянно изменяется материально — в нем непрерывно происходит обмен веществ и энергии.

Растение — сложный многоклеточный организм, и каждая клетка — это «машина», для работы которой нужна энергия, поступающая от одного источника, — квант солнечного света, фотон. В процессе фотосинтеза эта энергия трансформируется в химическую в форме органических веществ. В энергетическом отношении фотосинтез является примером процесса, в котором происходит трансформация и накопление свободной энергии. Растительному организму как открытой, саморегулирующейся термодинамической системе свойствен постоянный обмен веществ и энергии с окружающей средой.

К. А. Тимирязев характеризовал растение как сложное целое, которое необходимо аналитически расчленить, чтобы изучить его. Анализ фиксирует в основном то, чем часть отличается от другой части. Синтез выявляет то общее, что объединяет части целого. Задача первоначального синтеза — установление связи частей по типу координации; на более высокой ступени синтеза главным становится выявление связи частей по типу интеграции.

Анализ как методологический подход к изучению явлений сыграл большую роль в познании сущности жизни на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях. Успеха следует ожидать и от применения анализа при изучении жизненных



явлений на электронном уровне. А. Сент-Дьёрдьи отмечал, что живой организм, подобно динамомашине, пронизан «невидимым» потоком электронов, частиц, более подвижных, чем молекулы, несущих в себе энергию, заряд и информацию, служащих как бы горючим для всех жизненных процессов, объединяющих удивительно совершенные биологические реакции.

Вместе с тем анализ не в состоянии объяснить совершенство жизненных процессов. Это может сделать интегратизм — научное направление, ставящее своей задачей, по определению В. А. Энгельгардта, нахождение, воспроизведение и изучение закономерностей, которым подчиняются важнейшие элементы взаимоотношений части и целого в процессе интеграции.

В результате оптимальной интеграции функций: водопотребления, минерального питания, фотосинтеза, дыхания, роста и развития, размножения, наследственности, экологической приспособленности (адаптации) реализуется максимальная потенциальная продуктивность растительного организма. Проблема интеграции функций растительного организма важна в теоретическом и практическом отношении.

Процесс интеграции — широко распространенное явление в растительном мире. Сущность его выражается законом неаддитивности, предполагающим, что если две частицы объединить определенным образом (организационно), то возникает нечто новое, большее, чем их простая сумма, т. е.  $1+1>2$ . Когда атомы объединяются в молекулу, то молекула представляет качественно новое соединение, большее, чем сумма атомов. То же самое справедливо, когда из небольших молекул образуются макромолекулы, из макромолекул — оргanelлы, из оргanelл — клетки, из органов — индивидуумы, из индивидуумов — сообщества. Интегратизм ведет от более примитивных к более сложным системам, способствует изучению ряда интегральных процессов растительного организма. Таким образом, интеграция — это процесс упорядочения, согласования и объединения структур и функций в целостном организме, характерный для живых систем на каждом из уровней их организации. В физиологии интеграция означает функциональное объединение физиологических механизмов в сложнокоординированную, приспособительную деятельность целостного организма.

Следовательно, интегратизм — это твердо фиксированные взаимоотношения между частями в составе целого, т. е. система связей, характеризующая взаимоотношения целого и части. Основная задача интегратизма — выяснение природы сил, участвующих в интегративной информации, которая складывается из совокупности свойств, обеспечивающих наличие межкомпонентных связей. Поэтому проблема целостности организма (т. е. поиски путей и механизмов интеграции обмена

веществ и энергии на разных уровнях) стала в настоящее время кардинальной проблемой биологии. Процесс биологического познания организма независимо от уровней (молекулярного, субклеточного, клеточного, организменного, популяционного) идет как дифференциация исследуемого объекта, выделение более дробных его компонентов, установление разветвленной многоступенчатой связи между компонентами, их структурной и функциональной интеграции. Это позволяет познавать исследуемый объект во всей его сложности и полноте как расчлененную и в то же время органически целостную систему.

Характерной особенностью целостности организма является саморегуляция, саморазвитие и самовоспроизведение на основе внутренних процессов взаимодействия различных частей. Целостный организм, активно взаимодействуя с внешними условиями, характеризуется как органическое целое. Связь и взаимодействие частей могут быть только закономерными, необходимыми, возникающими из внутренней потребности развития частей и целого. Все это свидетельствует о том, что неотъемлемой и существенной чертой организма является противоречие расчлененности и единства, т. е. дифференциации и интеграции.

Закономерные изменения растения как целостной системы неразрывно связаны с проблемой индивидуального развития. В происходящих на протяжении жизненного цикла растения качественных изменениях решающее значение имеет генеративное развитие. Оно накладывает глубокий и специфический отпечаток на дифференциацию и интеграцию организма. Известно также, что организм проявляет лабильность в процессах взаимодействия с внешней средой и в то же время обладает механизмом, обуславливающим определенный консерватизм. В основе анатомо-физиологической целостности растения лежат обмен веществ, передвижение и круговорот органических и минеральных соединений.

На воздействие внешней среды растение реагирует как единое целое. На примере органелл клетки можно иллюстрировать значение их взаимодействия для целостности элементарной единицы организма (клетки). В ядре, митохондриях, рибосомах и пластидах локализованы различные процессы, и в то же время в клетке осуществляется строгое их взаимодействие. Без ядра, например, нарушается правильное использование энергии дыхания.

Следовательно, интегратизм — это путь от простого к сложному в познании явлений жизни, и правильное сочетание анализа и синтеза (интегратизма) является основой стратегии научного поиска и развития биологии как точной науки.

## ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭНЕРГЕТИКИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Жизнедеятельность растительного организма происходит при постоянном потреблении энергии. Источником ее служат: солнечная энергия, превращаемая зеленым растением в химическую энергию органических соединений, и экзергонические процессы окисления органических веществ, т. е. диссимиляция и выделение энергии. Существует две основные формы диссимиляции: дыхание и брожение. Процессы образования биологических соединений, или эндергонические процессы (ассимиляция), из веществ внешней среды идут с затратой энергии. Важнейшим из анаболических процессов является фотосинтез, в котором происходит ассимиляция углерода зелеными растениями и бактериями и трансформация солнечной радиации в химическую энергию.

Совокупность ассимиляции и диссимиляции (анаболизма и катаболизма), или эндергонических и экзергонических реакций, объединенных в пространстве и происходящих во времени, и составляет обмен веществ и энергии клетки и растительного организма.

Все организмы в зависимости от источников потребляемой энергии делятся на три большие группы: 1) организмы, для которых основным источником энергии является квант света (фотон) — хлорофиллоносные растения; 2) организмы, получающие энергию главным образом за счет окисления органических веществ растительного и животного происхождения (углеводы, жиры, белки, органические кислоты, аминокислоты и др.) — человек и животные; 3) микроорганизмы — необходимую для своей жизнедеятельности энергию получают в результате окисления сравнительно небольшой группы специфических органических или неорганических веществ.

Известно, что жизнь представляет собой особую высшую форму движения материи по сравнению с физической и химической. Вместе с тем все процессы обмена веществ и энергии, происходящие в растениях и других организмах, полностью подчиняются законам химии и физики, поэтому к живым системам в полной мере применимы эти законы и принципы.

Наука термодинамика, или энергетика, изучает и устанавливает взаимные превращения и количественные изменения разнообразных форм энергии в системах: химической, тепловой, механической, электрической, лучистой.

Понятие система характеризуется такими свойствами, как размер, плотность, температура, давление, цвет, наличие магнитного, электрического полей и т. д. Системы бывают гомогенные и гетерогенные. Первая обладает одинаковыми свойствами всех частей и непрерывна от точки к точке. Гетероген-

ная система имеет две или несколько отдельных областей, называемых фазами, которые отделены друг от друга поверхностями, называемыми границами раздела фаз.

Системы бывают двух типов: закрытые и открытые. В закрытой системе масса и энергия не могут увеличиваться или уменьшаться во время процесса изменения системы (хотя энергия может убывать и поступать). В открытой системе как масса, так и энергия могут уменьшаться или увеличиваться. Растения — это открытые системы.

Если состав и свойства системы не изменяются в течение достаточно длительного промежутка времени, считают, что система находится в равновесии. Однако химическое равновесие не является состоянием покоя. Равновесие — это состояние, при котором реакция протекает слева направо с такой же скоростью, как и справа налево.

Наши знания о природе материи все еще недостаточны, чтобы можно было вычислить весь запас энергии, содержащейся в системе, к тому же и энергия — далеко не простое понятие. В связи с этим приходится довольствоваться определением изменений энергии при переходе системы из одного состояния в другое, или сравнивать энергетическое состояние в двух точках изотермической системы, или энергию системы в определенном состоянии сравнивать с произвольно выбранным стандартным состоянием. Например, термическое состояние газа можно сравнивать с идеальным газом при давлении в одну атмосферу и соответствующей температуре, жидкий растворитель можно сравнивать с чистой жидкостью. Так, при определении осмотического давления в растительной клетке сравнивают клеточный сок вакуоли с растворенными в воде осмотически деятельными веществами и чистой водой.

Такие состояния, называемые стандартными, и являются точками отсчета для измерений изменения состояний в системе. Стандартные состояния для каждого вещества избирают произвольно.

Термодинамика использует обозначения, необходимые для написания уравнений, в которых фигурируют те или иные формы энергии. Ниже приводятся символы, которые отражают следующие термодинамические функции:  $E$  — внутренняя энергия (иногда ее обозначают  $U$ );  $H$  — энтальпия (теплосодержание);  $S$  — энтропия (превращение, рассеивание энергии);  $G$  — свободная энергия Гиббса (обозначают также буквой  $F$ );  $W$  — работа;  $Q$  — теплота.

Функции  $H$ ,  $E$ ,  $G$  и  $Q$  имеют размерность энергии (Дж). Функцию  $S$  выражают в джоулях, деленных на градусы, следовательно,  $TS$  имеет размерность энергии (Дж).

**Первый закон термодинамики** — это закон сохранения энергии. Впервые был сформулирован Гельмгольцем в 1847 г. Со-

временные знания позволяют расширить содержание этого закона. В соответствии с уравнением А. Эйнштейна  $E=mc^2$  его формулируют как закон сохранения энергии, закон эквивалентности работы и теплоты, когда разные формы энергии переходят одна в другую.

Согласно приведенному уравнению, коэффициент, связывающий массу и энергию при их взаимопревращениях, равен квадрату скорости света, т. е. один грамм массы может быть превращен в  $(1) \cdot (c^2)$  единиц энергии или  $9 \cdot 10^{20}$  эргов.

Первый закон постулирует, что существует функция  $E$ , называемая внутренней энергией, которая определяется состоянием системы в данный момент. Согласно этому закону,  $E$  может изменяться только в процессе передачи энергии в виде теплоты или при совершении работы, иными словами, энергию нельзя ни создать, ни уничтожить. Математически первый закон термодинамики выражают так:

$$\Delta E = E(\text{продуктов}) - E(\text{реагентов}) = Q - W,$$

где  $Q$  — теплота, полученная системой из внешней среды;  $W$  — работа, совершенная системой над ее окружением; энергия, теплота и работа измеряются в одних и тех же единицах (Дж).

Работа, выполняемая системой, может быть механической (например, работа по изменению внешнего объема), электрической (зарядка аккумулятора) или химической (синтез полипептидов из аминокислот).

Для изолированной системы любое изменение ее внутренней энергии можно описать уравнением:  $\Delta E = Q + W$ , т. е. увеличение внутренней энергии системы равно сумме тепла, переданного ей, и работы, совершаемой окружающей средой над системой.

Так, если свободный ион меди и молекула белка (Р) находятся в контакте друг с другом, то они могут спонтанно образовать комплексное соединение:  $P + Cu^{2+} \rightarrow P-Cu^{2+}$ . Для этой реакции  $\Delta E$  составляет +12,54 кДж, т. е. внутренняя энергия комплекса  $P-Cu^{2+}$  на 12,54 кДж больше суммарной энергии белка (Р) и  $Cu^{2+}$ , взятых в отдельности. В ходе превращения и образования комплексного соединения система спонтанно поглощает тепло (в данном случае 12,54 кДж) из окружающей среды.

Первый закон термодинамики позволяет составить общий баланс энергетических превращений, сопровождающих данный процесс. Итак, он гласит, что энергия не создается заново и не исчезает, а может переходить из одной формы в другую, при этом все формы энергии — химическая, механическая, электрическая или лучистая — взаимопревращаемы. Общее количество энергии любой изолированной системы остается постоянным. Первый закон термодинамики применим и к живым системам.

**Энтальпия.** Химические и биохимические реакции чаще протекают при постоянном давлении (обычно равном 1 атм), чем при постоянном объеме. Поэтому в качестве термодинамической функции используют не внутреннюю энергию ( $E$ ), а энтальпию ( $H$ ), или теплосодержание, определяемую как  $H = E + PV$  (где  $P$  — давление,  $V$  — объем).

Энтальпия  $H$  характеризуется как функция состояния системы, и, поскольку абсолютные значения  $H$  и  $E$  неизвестны, для определения ее используют язык приращений:  $\Delta H = \Delta E + P\Delta V$ .

Термин «энтальпия» введен для того, чтобы отличить  $H$  от  $E$ . Если работа по изменению объема настолько мала, что ею можно пренебречь,  $E = H$ .

**Второй закон термодинамики.** Энтропия и свободная энергия. Наблюдения, что тепло всегда переходит от теплого тела к холодному и никогда не происходит обратного процесса, принцип, сформулированный Клаузиусом, что тепло не может самопроизвольно переходить от менее нагретых тел к более нагретым без затраты работы над системой, привели к открытию второго закона термодинамики и к введению термодинамической функции — энтропии ( $S$ ).

Второй закон отражает следующее положение: все системы самопроизвольно меняются таким образом, что уменьшается их способность к изменению, т. е. они стремятся к состоянию равновесия. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры: вода течет сверху вниз, тепло переносится от нагретых тел к более холодным, электрический заряд проходит через сопротивление от высокого потенциала к низкому, растворяемое вещество равномерно распределяется по всему раствору, химические реакции протекают в том направлении, при котором возможно минимальное изменение термодинамических свойств реагирующих веществ, в живых организмах (по достижении определенного возраста) начинается самопроизвольный процесс старения.

Энтропия системы (от греч. *en* — в, *entro* — превращение) — это мера приближения ее к равновесию.

В. Уильямс и Х. Уильямс разъясняют это так. Сжатая пружина, например, имеет низкую энтропию, а эта же пружина, но раскрученная, обладает высокой энтропией. В условиях постоянства энергии у системы сильно выражена способность к изменению своего состояния — ее энтропия мала, если же система находится в равновесии, то ее энтропия относительно высока.

Энтропия ( $S$ ) — это не какая-то материальная величина, как, например, объем или масса какой-либо жидкости, газа или твердого тела, а показатель состояния системы, математическая функция, зависящая от ряда переменных величин

(температуры, давления, состава среды), которые можно определить экспериментально. Совокупность изменений всех этих величин характеризуется функцией энтропии. Энтропию следует рассматривать как показатель состояния системы, ее способность к самопроизвольным превращениям: чем больше истощает система свою способность к спонтанным изменениям, тем больше ее энтропия, чем в большей степени система утратила свою способность к самопроизвольным изменениям, чем больше эта способность истощена, тем выше ее энтропия.

Математическая формулировка второго закона термодинамики может быть разной.

В замкнутой системе:

1)  $\Delta S$  (система + ее окружение) = 0 — для обратимых равновесных процессов;

2)  $\Delta S > 0$  — для реальных необратимых процессов, или  $A \leq G_1 - G_2$ , где  $A$  — работа; знак неравенства относится к необратимым процессам, знак равенства — к обратимым.

Энтропию выражают в энтропийных единицах (э. ед.) — кДж·К<sup>-1</sup>·моль<sup>-1</sup> для 25°C (298,16 К), т. е.  $S^\circ_{298}$ .

Второй закон определяет одновременно энтропию  $S$  и термодинамическую шкалу температур:  $dS_{\text{обрат}} = dq/T$ , где  $dq$  — бесконечно малое количество поглощенного тепла.

Для обратимого фазового перехода, каким является, например, плавление льда при постоянных давлении и температуре, изменение энтропии H<sub>2</sub>O в точности соответствует  $\Delta H/T$ . Поскольку плавление льда — обратимый процесс, второй закон утверждает, что энтропия окружения уменьшается на ту же величину, на которую возрастает энтропия воды. Для воды при 0°C  $T\Delta S$  энтропия численно равна теплоте плавления льда — 6,008 кДж·моль<sup>-1</sup>. Когда лед плавится, энтропия возрастает, поскольку структура становится менее упорядоченной.

Энтропия увеличивается при переходе вещества в состояние с большей энергией:

$$\Delta S_{\text{сублимации}} > \Delta S_{\text{парообразования}} > \Delta S_{\text{плавления}} > \Delta S_{\text{полиморфного превращения}}.$$

Например, энтропия воды в кристаллическом состоянии равна 11,5 э. ед., в жидком — 16,75, в газообразном — 45,11 э. ед.

Понятие энтропии, как показал впервые Э. Шредингер, существенно для понимания явлений жизни. Организм и протекающие в нем физико-химические процессы можно рассматривать как сложную открытую систему, находящуюся в неравновесном стационарном состоянии. Для организмов характерна сбалансированность процессов, ведущих к увеличению энтропии, и процессов обмена, уменьшающих ее. Однако жизнь не сводится к простой совокупности физико-химических процессов, ей свойственны процессы саморегулирования (субстратное, аллостерическое, генетическое). Поэтому с помощью по-

нения энтропии нельзя охарактеризовать жизнедеятельность растительного организма в целом, но оно вполне применимо к таким процессам, как водообмен, дыхание, фотосинтез и др. Второй закон термодинамики позволяет выделить ту часть энергии, которая способна производить работу.

При объединении первого и второго законов термодинамики получают следующее уравнение:

$$\Delta E + P\Delta V - T\Delta S = \Delta G \leq 0.$$

Левая часть этого уравнения носит название «изменение функции свободной энергии Гиббса» и обозначается  $\Delta G$ . Если  $\Delta G$  меньше нуля, то реакция может протекать лишь при получении необходимого дополнительного количества энергии из внешней среды — свободной энергии Гиббса ( $G$ ), или, как ее часто называют, химический потенциал. Таким образом,  $\Delta G = \Delta E + P\Delta V - T\Delta S$ .

Если значение  $\Delta G$  для данной реакции отрицательное, то реакция может протекать самопроизвольно, если  $\Delta G = 0$ , то система находится в равновесии, а если значение  $\Delta G$  положительное, то реакция (процесс) не может происходить спонтанно. Однако, если каким-то образом этот процесс связан с другим процессом, который сопровождается уменьшением свободной энергии, то второй процесс послужит движущей силой для первого. Такие процессы наблюдаются в организмах при сопряженном протекании экзергонических и эндергонических реакций обмена веществ и энергии.

Физический смысл понятия «свободная энергия» заключается в том, что макроскопическая работа при изотермическом процессе, определяемая разницей свободной энергии между двумя точками в системе, способна превратиться в работу ( $F_2 - F_1 = W$ ).

В растительных клетках с участием ферментов самопроизвольно могут протекать экзергонические реакции, характеризующиеся отрицательным изменением химического потенциала ( $-\Delta G$ ). Наряду с этим в клетках постоянно идут эндергонические процессы синтеза белков из аминокислот, полисахаридов из простых углеводов, жиров, алкалоидов, гликозидов, пигментов и других сложных соединений из более простых, которые требуют затраты энергии и получают ее за счет сопряженных экзергонических процессов.

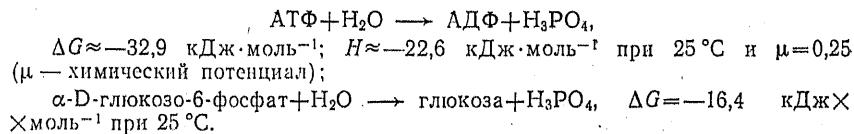
Таким образом, понятие «свободная энергия Гиббса» дает практический критерий самопроизвольности данного процесса. Если известно изменение свободной энергии при постоянной температуре и постоянном давлении, то можно предсказать, будет ли самопроизвольно протекать реакция, или процесс. Эту информацию можно получить с помощью легкоизмеряемых величин.



Свободная энергия определяется уравнением  $G = H - TS$ , а приращение свободной энергии при постоянной температуре равно  $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$ . В биологических системах обычно постоянны объем и давление, так что  $\Delta H = \Delta E$ . Поэтому свободная энергия определяется как  $\Delta G = E - T\Delta S$ .

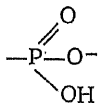
Исключительно велика во внутриклеточном энергетическом обмене роль аденозинтрифосфата (АТФ) и родственных ему соединений.

При гидролизе двух органических фосфатов — аденозинтрифосфата и глюкозо-6-фосфата свободная энергия будет такой:



Следовательно, уменьшение свободной энергии в ходе гидролиза для АТФ вдвое больше, чем для глюкозо-6-фосфата. Глюкозо-6-фосфат термодинамически более устойчив, чем АТФ.

Уменьшение свободной энергии в процессе гидролиза АТФ служит количественной термодинамической характеристикой способности группы к переносу на другой нуклеофил, ее называют также потенциалом переноса. Так, фосфорильная группа



АТФ в процессе гидролиза переносится на гидроксил-ион воды с потенциалом переноса  $32,9 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$ , что играет важную роль в процессах энергообмена и биосинтеза биополимеров.

Как уменьшение внутренней энергии, так и увеличение энтропии приводит к уменьшению свободной энергии, увеличение внутренней энергии и уменьшение энтропии вызовет увеличение свободной энергии. Это четко выявляется в биологических системах, масса и энергия которых могут прибывать и убывать.

Пять миллиардов лет назад, до появления жизни на Земле, вся свободная энергия, щедро изливаемая на нашу планету Солнцем, быстро рассеивалась в виде бесполезного тепла и излучалась в космическое пространство. Позднее, с появлением жизни, возникли мельчайшие живые системы, способные захватывать часть свободной энергии и использовать ее для поддержания своей организации и жизнедеятельности, а также для ее распространения. В результате стационарная система живого завладела частью свободной энергии Солнца и удерживает ее в форме вездесущей биосферы планеты Земля. Живая

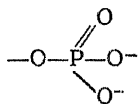
природа способна сохранять свою индивидуальность только за счет обильного притока свободной энергии, поступающей из окружающей среды.

**Аденилатная система клетки.** В энергообмене клеток всех типов центральная роль принадлежит аденилатной системе, которая включает трифосфат (АТФ), дифосфат (АДФ) и 5'-монофосфат (АМФ) аденозина, а также неорганический фосфат ( $P_i$ )\* и ионы магния ( $Mg$ ).

Аденозинтрифосфат — термодинамически неустойчивая молекула, гидролизуется с образованием АДФ или АМФ. Неустойчивость молекулы АТФ обладает высоким потенциалом переноса, что позволяет АТФ выполнять функцию переносчика химической энергии, необходимой для удовлетворения большей части энергетических потребностей клеток.

В молекуле АТФ фосфоангидридная (пирофосфатная) связь образуется путем соединения АДФ и неорганического фосфата в ходе ряда специфических реакций фосфорилирования. Эти реакции, протекающие в мембранах хлоропластов, митохондрий и бактерий, сопровождаются потреблением кислорода.

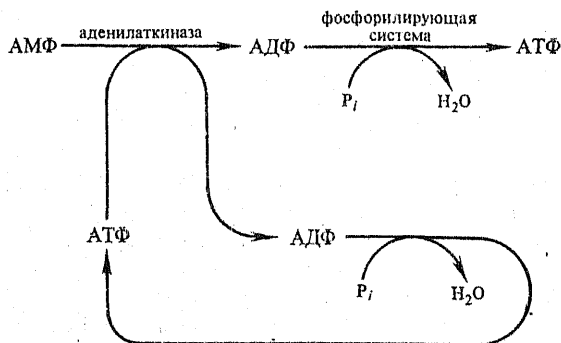
Превращение АМФ в АДФ происходит путем переноса концевой фосфорильной группы



с АТФ на АМФ.

Эта реакция катализируется весьма активным ферментом аденилаткиназой, присутствующим во всех клетках.

Ниже приводится схема превращения молекулы АМФ в молекулу АТФ (по Д. Мецлеру):



\* Через  $P_i$  обозначают смесь ионных форм фосфорной кислоты.

Для оценки потенциала фосфорилирования аденилатной системы внутри клетки может быть использовано соотношение, названное степенью фосфорилирования ( $R_p$ ):

$$R_p = [\text{АТФ}] / [\text{АДФ}] \cdot [\text{Р}_i]^*$$

Оно непосредственно связано со свободной энергией гидролиза АТФ. Величина  $R_p$  внутри клеток может достигать значения  $10^5 \text{ М}^{-1}$ , что составляет в  $\Delta G$  гидролиза АТФ —  $22,8 \text{ кДж} \times \text{Моль}^{-1}$ .

Существует и другая величина, так называемый «энергетический заряд» клетки, представляющий собой мольную долю адениловой кислоты, «заряженной» путем превращения ее в АТФ:

$$\text{Энергетический заряд} = \frac{[\text{АТФ}] + 1/2[\text{АДФ}]}{[\text{АМФ}] + [\text{АДФ}] + [\text{АМФ}]} \cdot$$

Величина энергетического заряда может изменяться от нуля, когда присутствует только АМФ, до единицы, что означает превращение в АТФ всех молекул АМФ.

Энергетический заряд обычно находится в пределах от 0,75 до 0,90. Скорость реакций аденилатной системы зависит от концентраций ионов металлов. Значительна роль ионов магния для многих ферментов, катализирующих реакции с участием АТФ, образуя комплексы  $\text{MgATP}^{2-}$  (Д. Мецлер).

В заключение укажем, что живая клетка располагает двумя формами унифицированной энергии — химической (АТФ) и физической (электрической), или мембранный потенциал ( $\Delta \mu H$ ). Обе формы энергии обеспечивают векторный характер обменных процессов в клетке и в целом растительном организме. Превращения и количественные изменения их детально рассматриваются в разделах «Фотосинтез» и «Дыхание растений».

## КЛЕТКА КАК НОСИТЕЛЬ ЖИЗНИ

Одним из величайших достижений XIX в. является учение о клеточном строении организмов. Ф. Энгельс считал создание клеточной теории не менее великим завоеванием человеческих знаний, чем открытие закона превращения энергии и создание эволюционной теории. Клеточная теория служит доказательством единства строения и развития всех живых существ.

Все организмы состоят из клеток. В понятие клетка П. Ф. Горяинов (1796—1865) вкладывал определенное биологическое содержание. Идеи о филогенезе клетки он развивал

---

\* Пирофосфат в клетках быстро гидролизруется под действием пирофосфатазы на две молекулы  $\text{P}_i$ .

исходя из представления о доклеточных структурах, которые близки к современным представлениям. Учение о клетке получило дальнейшее развитие в трудах немецких ученых — ботаника М. Шлейдена (1838) и зоолога Т. Шванна (1839). Открытие и изучение клетки тесно связаны с изобретением микроскопа. Ф. Энгельс указывал, что для развития физиологии решающее значение имели развитие органической химии и усовершенствование микроскопа. Много сделал для создания клеточной теории чешский исследователь, выдающийся биолог Я. Пуркинье (1787—1862), который первым предложил термин «протоплазма».

Открытие клеток и разработка клеточной теории строения животных и растительных организмов оказали огромное влияние на развитие биологии и медицины. С применением электронного микроскопа успешно проводятся исследования субмикроскопической организации клетки, открыты неизвестные ранее структуры, о существовании которых даже не догадывались. Это прежде всего различные полимембранные системы, на которых осуществляются процессы обмена веществ. Познание ультраструктуры клетки и интегрирование явлений обмена веществ в ней дали возможность проникнуть в сущность биохимических процессов и превращения энергии в клетке на молекулярном уровне. Молекулярная организация тесно связана со структурой и функцией, структурой и обменом, что дает определенные представления о живой клетке как единой морфологической, биохимической и физиологической диалектической системе.

Таким образом, клетка является элементарной единицей полноценной живой системы. Клетку следует считать важнейшим этапом в развитии жизни на Земле. Она является морфологической и физиологической структурой, элементарной единицей растительных и животных организмов. Возникновение многоклеточности в процессе филогенеза и онтогенеза сопровождается постепенным ограничением и даже потерей клетками их физиологической активности и генетической потенции, т. е., оставаясь гомологическими структурами, клетки перестают быть аналогичными. На современном этапе развития науки можно считать, что комплексы клеток — это своеобразные, в известной мере индивидуализированные системы (гистосистемы).

В онтогенезе постепенно создаются системы клеток определенной структуры. Клетки в этих системах утрачивают свою индивидуальность, т. е. теряют способность к независимой жизнедеятельности. Это явление называют клеточной интеграцией.

Жизнь исторически началась не с клетки, а с более простых образований неклеточного живого вещества.

Русский ученый, основоположник науки о вирусах, физиолог-ботаник Д. И. Ивановский (1864—1920) обнаружил в клетках листьев табака бесцветные кристаллообразные отложения, которые были скоплением элементарных телец вирусов — возбудителей мозаичной болезни табака. Вирусы не имеют клеточного строения и обладают рядом свойств, характерных для живых организмов, — способностью к самовоспроизведению и обмену веществ. Существование вирусов указывает на большую сложность и разнообразие форм жизни. В 1892 г. Д. И. Ивановский опубликовал свой выдающийся труд «О болезнях табака». Это дало начало новой науке — вирусологии.

В конце прошлого столетия русский микробиолог М. Ф. Гамалея открыл явление бактериофагии. Суть его в том, что под влиянием вируса происходит распад микробов. Работы ученого также показали, что существование живого возможно и вне клетки и что организованное в клетку живое вещество не является границей жизни. Благодаря успехам советских ученых проблема вирусов приобрела в настоящее время общеприкладное и философское значение.

#### СУБМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Функции зеленого растения — рост, дыхание, фотосинтез, поглощение и выделение веществ, размножение — обуславливаются процессами, происходящими в клетках. Органы растений состоят из клеток, форма, величина и функции которых очень разнообразны и зависят от взаимосвязей с другими клетками организма, фазы их развития, а также от вида организма. В природе нет какой-то типичной клетки. Все они различаются строением и функциями.

Обычно клетки измеряют в микрометрах ( $1\text{ мкм}=0,001\text{ мм}$ ). Растительные клетки, как и клетки животных, имеют типичный диаметр 10—20 мкм.

Количество клеток в теле сложных организмов обычно очень велико. Но вместе с тем известны организмы, тела которых состоят из одной клетки. Большинство водорослей и простейших являются одноклеточными организмами.

Обычно форма клетки бывает шарообразная, эллипсоидная или призматическая. Каждая клетка, как правило, состоит из двух основных частей — содержимого и оболочки. Содержимое — протопласт, или протоплазма\*, включает ядро и цитоплазму, в которой находятся органеллы — митохондрии,

---

\* Для обозначения всей живой массы клетки наряду с термином «протоплазма» применяют термин «протопласт», предложенный еще Ганштейном (1822—1886). Таким образом, в понятие «протопласт» не включаются структуры клетки: оболочка, вакуоли, клеточный сок, а также неживые включения (жиры, крахмал и др.).

пластиды, а также диктиосомы, лизосомы, цитосомы. Но существуют организмы, которые не имеют отдельной оболочки, например плазмодии слизевиков. Цитоплазма не может долго существовать без ядра — кариоплазмы. Ядро, в свою очередь, быстро погибает, если его удалить из клетки. Как показали опыты с разделением клетки на безъядерные участки и на участки, содержащие ядро, первые теряют способность создавать белок, клеточную оболочку и через некоторое время погибают.

В клетке происходят непрерывный обмен веществ, процессы самообновления, без которых жизнь невозможна. Ф. Энгельс в работе «Анти-Дюринг» отмечал, что «... неживые тела тоже изменяются, разлагаются или комбинируются в ходе естественного процесса, но при этом они перестают быть тем, чем они были. Скала, подвергшаяся выветриванию, уже больше не скала; металл в результате окисления превращается в ржавчину. Но то, что в мертвых телах является причиной разрушения, у белка становится *основным условием существования*. Как только в белковом теле прекращается это непрерывное превращение составных частей, эта постоянная смена питания и выделения, — с этого момента само белковое тело прекращает свое существование, оно разлагается, т. е. *умирает*»\*.

Рост отдельных органов и целых растений обуславливается ростом клеток, из которых они состоят. В тканях конуса нарастания и вообще в эмбриональных тканях находятся клетки малых размеров, с тонкой оболочкой и полностью заполненные протопластом с большим ядром в центре. Нарастание эмбриональных тканей происходит следующим образом. Количество протопласта в отдельных клетках постепенно возрастает, увеличиваются размеры клеток, затем делятся ядро и цитоплазма, новообразованные клетки ограничиваются одна от другой перегородками, и в них снова накапливается живое вещество. В нижней части конуса нарастания эмбриональные клетки переходят в следующую фазу роста, которая называется растяжением. В этой фазе появляются вакуоли, увеличивается объем клеток, сильно разрастается оболочка. Сначала возникает ряд мелких вакуолей, а в конце фазы растяжения образуется одна общая вакуоль, которая заполняет всю внутренность клеток и прижимает протопласт к клеточной оболочке.

Протопласт и клеточная оболочка не отделены друг от друга. Существуют образования — плазмодесмы, которые пронизывают оболочку клетки и таким образом связывают живое вещество отдельных клеток организма в одну систему. Плазмодесмы — цитоплазматические нити, соединяющие соседние растительные клетки, располагаются в каналах, проходящих

---

\* Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 83.

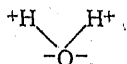
через первичную клеточную оболочку по первичным порам. Полость канальцев выстлана наружной мембраной плазмодесм — плазмалеммой.

### ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

Наиболее специфическими веществами живой растительной клетки являются биополимеры: белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и составные части этих молекул (аминокислоты, нуклеотиды, простые углеводы, жирные кислоты).

В клетке содержится, %: воды — 85, белка — 10, ДНК — 0,4, РНК — 0,7, липидов — 2, других органических веществ — 0,4, неорганических веществ (Mg, Ca, Mn, Na, K, Fe, Zn, Cu, Mo) — 1,5. На одну молекулу ДНК приходится 44 молекулы РНК, 700 молекул белка и 7000 молекул липидов. Вода в клетках находится в двух формах: свободной и связанной. Свободная вода составляет 95% всей воды в клетке, она используется как растворитель и как дисперсионная среда коллоидной системы протопласта. Связанная вода составляет 4—5% — это молекулы воды, которые соединены водородными связями и другими типами связей с белками. К связанной относится также иммобилизационная вода, входящая в состав фибриллярных структур макромолекул.

Асимметричное распределение зарядов в молекуле воды придает ей свойства диполя, и она может быть связана с положительно и отрицательно заряженными группами белка:



Каждая аминогруппа в белковой молекуле способна связать 2,6 молекулы воды, а на одну молекулу белка приходится 18 000 молекул воды.

Физиологическое различие между двумя формами воды проявляется в том, что при отрицательных температурах вода, связанная белками, замерзает медленнее.

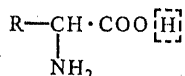
Белковые вещества, которые входят в состав цитоплазмы, — основные носители жизненных явлений, однако, изолированные в чистом виде, они не проявляют признаков жизнедеятельности. Белки, выделенные из организма и утратившие свойственную им структуру, становятся такими же веществами, как сахара, жиры. Белковые вещества находятся в прочных комплексных связях с другими соединениями, на первое место среди них необходимо поставить нуклеиновые кислоты, жиры и жироподобные вещества — липиды и липоиды. Только в присутствии липидов и других веществ, хотя бы в самых незначительных количествах по сравнению с белками, возможно поддержание структуры протопласта, необходимой для жизни. Многие из

этих веществ содержат фосфор, например фосфатиды. К липидам относятся также фитостерины, которые можно обнаружить в зародышах пшеницы и ржи.

Элементарный состав белковых веществ следующий, %: С — 55—56; N — 15—18; H — 6,5—7,5; S — 0,3—2,5; O — 20—25. Таким образом в наибольшем количестве в состав белков входят углерод, азот и кислород. Как писал Д. Н. Прянишников, без азота нет белков, без белков не может быть протоплазмы, без протоплазмы нет жизни. Молекулярная масса белков довольно высокая — от 12 000 до 10 000 000.

Белковые вещества — высокомолекулярные соединения, растворы которых обладают коллоидными свойствами. Расщепление белковых и других молекул на составные части с присоединением воды называется гидролизом. Гидролиз белковых веществ можно осуществить с помощью ферментов или кипячением в присутствии разбавленных минеральных кислот. При гидролизе белки распадаются на сравнительно простые соединения — аминокислоты, состав которых выражают общей формулой:  $\text{RCHNH}_2\text{COOH}$ .

В водных растворах карбоксильная группа отщепляет ионы водорода и аминокислота функционирует как кислота:



Одновременно в водном растворе основные группы аминокислоты служат источниками гидроксильных ионов:



Поскольку аминокислоты являются одновременно кислотами и основаниями, они принадлежат к группе амфотерных электролитов. Определенная концентрация водородных ионов в растительном организме создает буферность для аминокислот. Из белковых веществ выделено 20 аминокислот.

Аминокислоты — это класс органических соединений, объединяющих в себе свойства кислот и аминов, т. е. содержащих наряду с карбоксильной группой аминогруппу  $\text{NH}_2$ .

Для обозначения аминокислот и амидов, входящих в состав белков, применяют трехбуквенные символы:

Аминокислота	Аминокислота	
1. Аланин Ala, Ала	4. Аспарагиновая	кислота
2. Аргинин Arg, Арг	Asp, Асп	
3. Аспарагин Asp, Асп	5. Валин* Val, Вал	

\* Незаменимые аминокислоты.



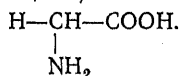
- |                                  |                           |
|----------------------------------|---------------------------|
| 6. Гистидин His, Гис             | 14. Пролин Pro, Про       |
| 7. Глицин Gly, Гли               | 15. Серин Ser, Сер        |
| 8. Глутамин Gln, Глн             | 16. Тирозин Tyr, Тир      |
| 9. Глутаминовая кислота Glu, Глу | 17. Треонин* Thr, Тре     |
| 10. Изолейцин* Ile, Иле          | 18. Триптофан* Trp, Трп   |
| 11. Лейцин* Leu, Лей             | 19. Фенилаланин* Phe, Фен |
| 12. Лизин* Lys, Лиз              | 20. Цистеин Cys, Цис      |
| 13. Метионин* Met, Мет           |                           |

Некоторые аминокислоты не синтезируются в организме человека и животного. Такие аминокислоты называются обязательными, или незаменимыми.

Установлено, что для человека незаменимы восемь аминокислот. Использование в пищу белка, не содержащего какой-либо из них, приводит к нарушению обмена веществ и заболеванию.

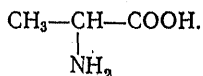
*Моноаминокислоты.*

Г л и к о л, или г л и ц и н,



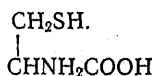
Входит в состав большинства растительных и животных белков, является простейшим связывающим звеном в цепи белковых молекул, участвует в биосинтезе многих физиологически активных соединений (глутатиона, гиппуровой и гликолевой кислот, порфиринов). Внутриклеточные соединения N-триалкил-замещенного глицина называются бетائинами, или «вредным азотом», содержащимся в корнеплодах сахарной свеклы.

А л а н и н (аминопропионовая кислота)



Широко распространен в живой природе. Входит в состав всех белков и встречается в организмах в свободном состоянии, является составной частью витамина пантотеновой кислоты.

Ц и с т е и н



Существенный компонент белков. Это основной путь включения неорганической серы в состав органических соединений, поэтому цистеин участвует во множестве метаболических процессов.

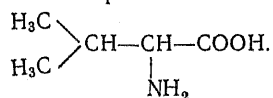
---

\* Незаменимые аминокислоты.

Метионин  $\text{H}_3\text{C}-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$ .

Входит в состав большинства белков растительного и животного происхождения. Играет роль в качестве источника метильных групп. При взаимодействии с  $\text{MgATP}$  участвует в процессах ферментативного переметилирования и образования холина и адреналина.

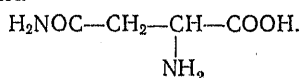
В а л и н ( $\alpha$ -аминоизовалериановая кислота)



Незаменимая аминокислота. Содержание в белках обычно 4,1—8%. Отсутствие валина в пище делает ее неполноценной по белку и приводит к отрицательному азотистому балансу.

*Моноаминодикарбоновые аминокислоты.*

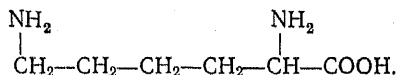
Аспарагиновая кислота  $\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$ . Содержится в больших количествах во всех растительных белках и играет важную роль в обмене веществ у растений и животных. В больших количествах накапливается в этиолированных ростках бобовых растений в форме моноамида — аспарагина



Г л у т а м и н о в а я кислота ( $\alpha$ -аминоглутаровая)  $\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$ . Много ее содержится в белках растений и дрожжах. Играет важнейшую роль в обмене веществ. Мононатриевая соль глутаминовой кислоты используется в качестве приправы, обладающей вкусом и запахом куриного бульона. В проростках некоторых растений и в корнеплодах сахарной свеклы содержится моноамид — глутамин.

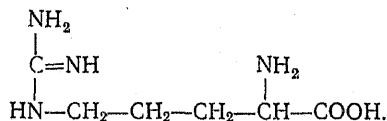
*Диаминомонокарбоновые аминокислоты.*

Л и з и н ( $\alpha, \epsilon$ -диаминокапроновая кислота)



Содержится почти во всех белках, незаменимая аминокислота.

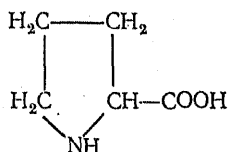
А р г и н и н



Входит в состав почти всех растительных и животных белков. Под действием фермента аргиназы распадается на мочевины и аминокислоту орнитин.

### Гетероциклические аминокислоты.

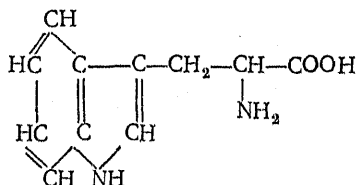
Пр о л и н (пирролидин- $\alpha$ -карбоновая кислота)



Пролин свободный и пролин в составе белковой молекулы — постоянный компонент растительной клетки. В больших количествах аккумулируется в пыльце растений.

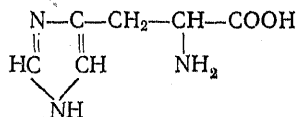
Пролин — компонент осморегуляторного механизма и один из типичных компонентов механизмов биохимической адаптации, функционирующей у растений.

Т р и п т о ф а н ( $\alpha$ -амино- $\beta$ -пропионовая кислота)



Незаменимая аминокислота, играет большую роль в обмене веществ, тесно связана с образованием в растительном организме витамина РР. Предшественник фитогормона гетероауксина.

Г и с т и д и н ( $\alpha$ -амино- $\beta$ -имидазолилпропионовая кислота)



Обладает основными свойствами. Входит в состав активных центров многих ферментов (рибонуклеазы, транскетолазы и др.). Гистидин считается суперкатализатором. При его декарбоксилировании образуется биологически активный амин — гистамин.

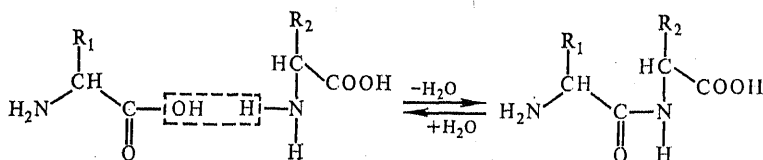
Важной составной частью протопласта являются нуклеиновые кислоты. Это высокомолекулярные полимерные органические соединения, в состав которых входят основания пуриновой (аденин, гуанин) и пиримидиновой группы (цитозин, урацил, тимин), сахар (рибоза или дезоксирибоза) и фосфорная кислота. К нуклеиновым кислотам относятся рибонуклеиновая кислота (РНК), которая состоит из рибозы, оснований (аденина, гуанина, цитозина, урацила) и фосфорной кислоты (молекулярная масса 1—2 млн), и дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), состоящая из дезоксирибо-

зы, оснований (тимина, аденина, гуанина, цитозина) и фосфорной кислоты (молекулярная масса 4—8 млн). ДНК сосредоточена главным образом в ядре клетки, а РНК — в цитоплазме, преимущественно в рибосомах.

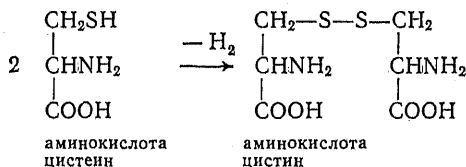
Много нуклеиновых кислот содержится в молодых, интенсивно растущих тканях и органах (зародыши семян, пыльца, глазки клубней картофеля, кончики корней). В молодых листьях и конусах нарастания побегов нуклеиновых кислот значительно больше, чем в старых листьях и стеблях. Обычно в листьях и стеблях большинства растений нуклеиновые кислоты составляют 0,1—1% массы сухого вещества.

### СТРУКТУРА И ВИДЫ БЕЛКОВ

Белки состоят из аминокислот, соединенных между собой ковалентными пептидными связями —CO—NH—



Полипептидные цепи имеют еще один вид ковалентных связей — дисульфидные:



Кроме того, в белковой молекуле существуют нековалентные водородные связи, которые могут возникать между пептидными группами, между карбоксильной и гидроксильной группами. В белках имеются так называемые гидрофобные связи, возникающие при взаимодействии и сближении неполярных частей полипептидных цепочек, сопровождающиеся уменьшением числа молекул воды, окружающих белковую молекулу.

Наконец, в молекуле белка существуют еще электростатические взаимодействия между группами, которые несут электрические заряды.

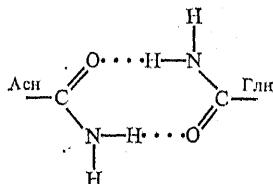
В каждой молекуле белка, построенной из 20 различных аминокислот, общее количество аминокислотных остатков составляет сотни и даже тысячи.

**Первичная структура.** Каждому виду белка строго индивидуально присущи определенный состав и последовательность аминокислот в полипептидной цепи; любое звено цепи — это

определенная аминокислота. Последовательность аминокислотных остатков в белковой молекуле и структуру, поддерживаемую ковалентными связями, называют первичной структурой белка. Все существующие в природе белки различаются по первичной структуре. Первичная структура каждого индивидуального белка сохраняется в поколениях, т. е. закреплена генетически благодаря передаче наследственной информации.

Число возможных первичных структур молекул белка практически неограниченно. Каталитические свойства того или иного белка зависят от его первичной структуры, и для функционирования белка-катализатора необходимо определенное сочетание аминокислот.

**Вторичная структура.** Пространственная конфигурация (конформация) полипептидной цепи белка создается благодаря возникновению дополнительных связей — «водородных мостиков», которые образуются как в пределах одной полипептидной цепи, так и между цепями. Водородные связи возникают в результате относительно слабых связей между атомами водорода и свободной парой электронов отрицательного элемента полипептидной цепи белка, например между водородным атомом  $>NH$ -группы одной пептидной связи и атомами кислорода  $>CO$ -группы другой:



Если водородные связи образуются в пределах одной полипептидной цепи, то она закручивается в спираль; водородные связи стабилизируют спиральную конформацию полипептидной цепи. При образовании водородных мостиков между двумя пептидными цепями создаются структуры складчатого типа. Большое количество водородных связей обеспечивает высокую стабильность молекулы белка.

**Третичная структура.** Спиральные полипептидные цепи жестко фиксируются за счет взаимодействия боковых групп аминокислот, приобретая специфическую для каждого белка пространственную структуру (конформацию). Это третичная структура белка. В зависимости от расположения полипептидных цепей форма молекул белка может варьировать от фибриллярной (вытянутой, нитеобразной) до глобулярной (округлой).

**Четвертичная структура.** Под четвертичной структурой белков понимают структурную связь двух или нескольких пространственно организованных полипептидных цепей, которые,

объединяясь, образуют биологически активную молекулу. Молекулы многих белков состоят из нескольких полипептидных цепей, субъединиц, соединенных между собой непептидными связями: водородными, ионными или гидрофобными, которые и образуют четвертичную структуру. Если взаимное расположение субъединиц будет смещено, то это может вызвать различные изменения функции белка.

Все виды структуры белка имеют большое значение для проявления каталитической активности фермента и регуляторного действия ферментов в клетке.

Нативная конформация белка при нагревании или резком подкислении среды может изменяться: нарушается вторичная, третичная или четвертичная структура, и образуется беспорядочный клубок, т. е. происходит денатурация белка, которая не сопровождается разрывом ковалентных связей. Однако изменение структуры белка связано с изменением реактивности отдельных химических группировок, от которых зависят каталитические свойства фермента. В результате может утрачиваться активность фермента.

Белки различаются как по аминокислотному составу, так и по форме молекул. По форме молекулы все белки делятся на фибриллярные (нитевидные) и глобулярные (шаровидные). Различают две большие группы белков: протеины — простые белки, состоящие только из аминокислот, и протейды — сложные белки, в состав которых, кроме аминокислот, входят и другие соединения. Протеины различаются по растворимости в воде и в водных растворах.

*Альбумины* — растворяются в воде. К ним относятся: овальбумин — белок яиц, лейкозин, содержащийся в зародыше пшеничного зерна, леугмелин — в семенах гороха. Много альбуминов в зеленых частях растений.

*Глобулины* — растворяются в слабых водных растворах разных солей. В семенах гороха содержится леугмин, в семенах фасоли фазеолин, в семенах конопли — эдестин, в семенах сои — глицинин и т. д.

*Проламины* — растворяются в 60—80%-ном водном этиловом спирте. В семенах пшеницы находится глиадин, в семенах ячменя — гордеин, в семенах кукурузы — зеин, в семенах овса — авенин, в семенах сорго — кафирин.

*Глютелины* — содержатся в семенах злаков и в зеленых частях растений. Растворяются в 0,2%-ной щелочи.

*Фосфопротеины* — имеют в своем составе фосфорную кислоту, например казеин — основной белок молока.

*Протамины* — на 70—80% состоят из щелочных аминокислот: аргинина, гистидина и лизина. Молекулярная масса не более 10 000. Хорошо растворяются в воде, в кислой и нейтральной средах. Находятся в ядрах клеток.

*Гистоны* — содержат те же основные аминокислоты, что и протамины, почти не включают триптофана. Молекулярная масса от 5000 до 37 000. В ядрах клеток (в хромосомах) образуют с ДНК комплекс — нуклеогистон. Считают, что присоединение гистона к ДНК и отщепление от нее могут регулировать синтез РНК и биосинтез белка.

В группу протеидов входят следующие белки.

*Липопротеиды* — в качестве небелковой группы содержат липиды (липопротеиды составляют основу всех мембранных структур клетки).

*Хромопротеиды* — сюда относится, например, гемоглобин крови, где белок глобин связан с протетической группой гемом, содержащим железо.

*Гликопротеиды* — содержат в качестве протетической группы какой-либо высокомолекулярный углевод, ковалентно связанный с остатками аспарагина, треонина, серина, оксипролина или оксипролина и молекулы белка.

К гликопротеидам относятся некоторые ферменты (пероксидаза, глюкозооксидаза), запасной белок семян фасоли вицилин, рицин (ядовитый белок) из семян клещевины, белки лектины из семян канавалии мечевидной, сои, пшеницы. Лектины являются функциональными компонентами мембран плазмалеммы и клеточных органелл: митохондрий, пластид, ядра. Присутствие этих белков в составе бислоистой липидной мембраны плазмалеммы увеличивает ее ионную проводимость. Лектины являются специфическими белковыми реагентами на сахара и с успехом используются при изучении поверхности клеток. Они обладают уникальной способностью вызывать агглютинацию эритроцитов. Некоторые лектины обладают митогенной активностью — стимулируют митоз.

Белок лектин-тетрамер, состоящий из субъединиц с молекулярной массой 27 500, при  $pH \leq 5,8$  диссоциирует на димеры. Определенные участки молекулы лектина связывают ионы  $Ca^{2+}$  и  $Mn^{2+}$ . Образования лектиноподобных белков могут представлять собой компоненты систем, ответственных за «узнавание» клеток: возможно, они соединяют клеточные поверхности друг с другом, связывая полисахаридные группы двух соседних клеток, в частности, так может происходить «узнавание» клубеньковыми бактериями клеток корней бобовых растений и образование клубеньков. Это относится также к взаимоотношению организмов при паразитизме, совместимости тканей, прививках, взаимодействии клеток при оплодотворении. Наконец, следует отметить, что белки гликопротеиды, входящие в состав сыворотки антарктических рыб, оказываются необыкновенно эффективными антифризами.

*Нуклеопротеиды* — белок связан с нуклеиновой кислотой. Находятся в клеточных ядрах и цитоплазме.

Следует отметить значение белка как важного и ценного продукта питания. Пшеничный хлеб высокого качества получается из муки так называемой «сильной» пшеницы. Это сорта мягкой пшеницы Мироновская 808, Безостая 1, Мироновская юбилейная.

У сортов сильной пшеницы зерно на изломе стекловидное, характеризуется высоким содержанием прочной эластичной клейковины (в муке — 8—18%).

Клейковина — это комплекс белковых веществ: глиаина и глюteniна. Клейковина сильной пшеницы отличается прочностью внутримолекулярных связей и способностью молекул белка ассоциироваться в агрегаты.

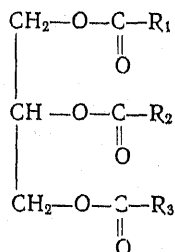
Состав сухой клейковины, %: глиаина — 44, глюteniна — 41, других белков — 5, жиров — 2, сахаров — 2, клетчатки и крахмала — 6.

### ЛИПИДЫ

Жиры и жироподобные вещества, объединенные под общим названием липиды, — один из главных компонентов клеток животных, растений и микроорганизмов. Липиды играют важную роль в протопласте; они участвуют в адсорбционных процессах и регулировании проницаемости цитоплазмы для веществ, поступающих в клетку. Только в присутствии липидов и некоторых других веществ (даже в самых незначительных количествах по сравнению с белками) возможно поддержание структуры протопласта, необходимой для жизни клетки.

Липиды растворяются в различных органических растворителях: эфире, бензоле, хлороформе. Характерная особенность этих растворителей — высокое содержание в них гидрофобных радикалов и группировок.

К липидам высших растений относятся нейтральные липиды, или триглицериды, воска, глицерофосфатидилглицериды. Если в молекуле глицерина все три гидроксильные группы этерифицированы жирными кислотами, то такие соединения называются триглицеридами (триацилглицеринами). Ниже приведена схема строения молекулы триглицерина ( $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$  — радикалы жирных кислот):





При воздействии щелочи или фермента липазы триглицерид расщепляется на глицерин и жирные кислоты. К важнейшим и широко распространенным жирным кислотам, которые входят в состав триглицеридов, относятся следующие.

*Насыщенные жирные кислоты:* пальмитиновая  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$ ; стеариновая  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{COOH}$ ; арахидоновая  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{18}-\text{COOH}$ ; бегеновая  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{20}-\text{COOH}$ .

*Ненасыщенные жирные кислоты:* олеиновая  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$ ; линолевая  $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_4-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$ ; линоленовая  $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$ .

Наиболее часто в растениях встречаются олеиновая и линолевая кислоты, в специализированной системе клетки, в хлоропластах преобладает линолевая кислота.

Триглицериды, состоящие в основном из насыщенных жирных кислот (например, стеариновой и пальмитиновой) и имеющие при комнатной температуре твердую консистенцию, называют **ж и р а м и**. Триглицериды, состоящие из ненасыщенных жирных кислот (олеиновой, линолевой и линоленовой), при комнатной температуре — жидкие, их называют **м а с л а м и**.

Растительные масла в основном представляют собой смесь разнокислотных глицеридов. Однокислотные триглицериды в составе жиров встречаются редко. К ним относятся оливковое и клещевинное (касторовое) масла. В оливковом масле 80% общего количества жирных кислот приходится на олеиновую кислоту. В масле семян клещевины содержится до 94,9% рицинолевой кислоты (ненасыщенная оксикислота —  $\text{C}_{18}\text{H}_{34}\text{O}_3$ ). Из известных растительных масел клещевинное имеет наибольшую плотность и наивысшую вязкость. В подсолнечном масле содержится 32—36% олеиновой кислоты и 54—62% линолевой.

В химически чистом виде масло бесцветное и без запаха. Окраска и вкусовые качества его зависят от других веществ (пигментов, витаминов и т. д.). Обычно растительное масло имеет желтый цвет, что обусловлено присутствием каротиноидов. Конопляное масло окрашено в зеленый цвет, так как содержит хлорофилл.

Жиры отдельных тканей и органов (листьев, стеблей, корней) могут отличаться по химическому составу от жиров семян того же растения. Различие в составе жира может наблюдаться даже в пределах семени. Так, жиры зародыша и эндосперма пшеницы различаются между собой по химическому составу.

*Глицерофосфатиды* — жироподобные вещества, у которых одна или несколько спиртовых групп глицерина образуют сложный эфир не с жирной, а с фосфорной кислотой и какими-либо органическими соединениями:



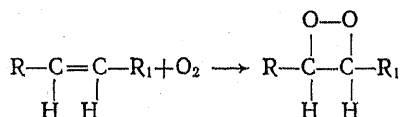
Общим свойством жиров и целого ряда жироподобных веществ, которые обычно называют липоидами, является их гидрофобность и нерастворимость в воде. Жиры представляют собой запасные вещества и накапливаются в очень большом количестве в семенах и плодах многих растений. Ниже приводится содержание жира в семенах некоторых сельскохозяйственных культур (по В. Л. Кретовичу), %:

соя	20	горчица	29—36
арахис	49	клешевина	60
подсолнечник	24—38	мак	45
лен	29	пшеница, рожь, ячмень	2
конопля	30	кукуруза	5
хлопчатник	28	горох, фасоль	2

Растительные жиры богаты ненасыщенными жирными кислотами, т. е. кислотами, имеющими двойные связи, поэтому при обычной температуре они жидкие. Жиры животного происхождения при обычной температуре твердые, потому что содержат главным образом насыщенные жирные кислоты (пальмитиновую, стеариновую), не имеющие двойных связей. Жидкие растительные жиры превращаются в твердые путем гидрогенизации, которая заключается в присоединении водорода по месту двойных связей в ненасыщенных жирных кислотах. Гидрогенизированные растительные жиры входят в состав маргарина. Свойства жира характеризуют такие показатели, как кислотное число, йодное число, число омыления.

Йодным числом называется количество граммов йода, связанного 100 г жира. Присоединение йода происходит по месту двойных связей, имеющихся в ненасыщенных жирных кислотах. Следовательно, йодное число дает представление о содержании в жире ненасыщенных жирных кислот. Чем выше йодное число, тем жир более жидкий, тем больше он пригоден для изготовления лаков, красок и олифы, тем легче окисляется. Жиры прогоркают главным образом в результате окисления ненасыщенных жирных кислот кислородом воздуха и становятся непригодными для использования в пищу.

Кислород присоединяется по месту двойных связей, образуя перекиси:



Кислотным числом называется количество миллиграммов щелочи, необходимое для нейтрализации свободных жирных кислот, содержащихся в 1 г жира.

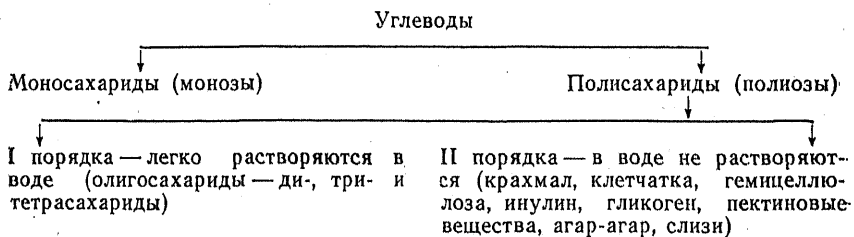
Число омыления показывает, какое количество миллиграммов щелочи необходимо для нейтрализации всех жирных кислот (свободных и связанных с глицерином) в 1 г жира.

*Воска растений* — сложные эфиры высокомолекулярных спиртов и высших жирных кислот. По физическим и химическим свойствам они напоминают жиры. Воск образуется, по-видимому, в клетках эпидермиса в виде маслянистых капелек, затем через тончайшие каналцы клеточных оболочек выделяется на поверхность и откладывается на ней, кристаллизуясь в виде тонких палочек или пластинок. Воска покрывают листья и плоды высших растений, физиологическая роль их, вероятно, защитная.

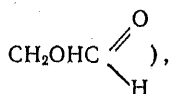
## УГЛЕВОДЫ

Углеводы — основные питательные и скелетные компоненты клеток и тканей растений. Они состоят из углерода, водорода и кислорода и составляют 75—80% сухих веществ растения. По химической природе углеводы являются альдегидами или кетонами многоатомных спиртов или продуктов их конденсации.

Углеводы делятся на три класса: 1) моносахариды, или монозы (простые сахара); 2) олигосахариды; 3) полисахариды, или полиозы. Классификация углеводов может быть представлена следующей схемой:



**Моносахариды.** К ним относятся: биозы (гликолевый альдегид

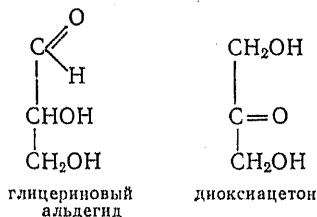


триозы  $\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$ , тетрозы  $\text{C}_4\text{H}_8\text{O}_4$ , пентозы  $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$ , гексозы  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  и гептозы  $\text{C}_7\text{H}_{14}\text{O}_7$ . Из пентоз и их производных наиболее распространены арабиноза и ксилоза, рибулозо-дифосфат (акцептор  $\text{CO}_2$  при фотосинтезе), рибоза и дезоксирибоза, которые входят в состав нуклеиновых кислот и нуклеотидов; из гексоз наиболее известны глюкоза и фруктоза. Пентозы и гексозы играют важную роль в жизни растений. Наиболее распространены в природе гексозы.

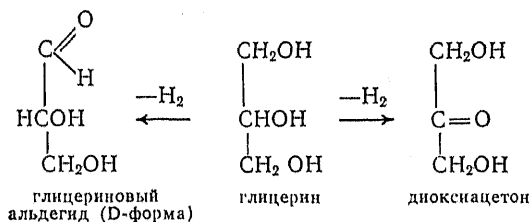
Моносахариды подразделяются на альдозы, в молекулу которых входит альдегидная группа



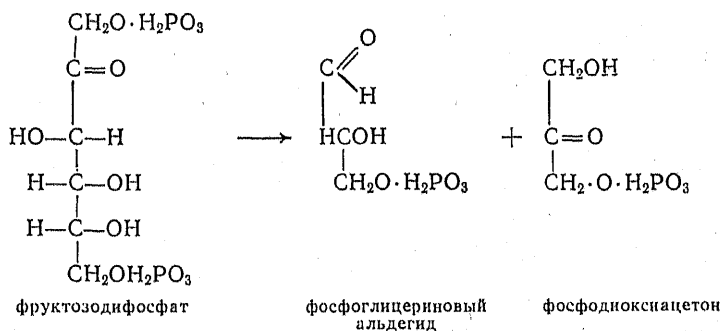
и кетозы, в молекуле которых содержится кетонная группа ( $=\text{C}=\text{O}$ ). Например, триозы делятся на альдотриозы и кетотриозы:



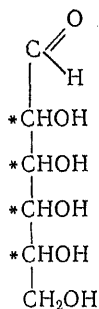
Триозы образуются при окислении трехатомного спирта глицерина до глицеринового альдегида и диоксиацетона:



Триозы в форме фосфотриоз получают также при распаде углеводов в тканях:

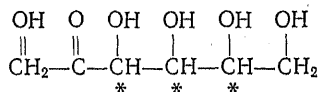


Гексозы подразделяются на альдогексозы  $\text{HOCH}_2[\text{CHON}]_4\text{CHO}$  с четырьмя асимметричными атомами углерода (обозначены звездочками):



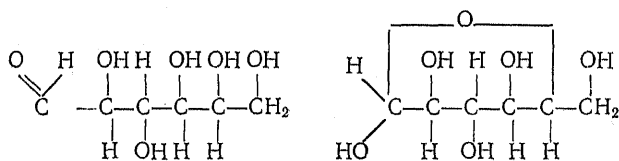
глюкоза

и кетогексозы  $\text{HOCH}_2(\text{CHON})_3\text{COSH}_2\text{OH}$  с тремя асимметричными атомами углерода:



фруктоза

Из гептоз следует указать на седогептулозу, которая в виде фосфорного эфира играет важную роль при фотосинтезе и при распаде углеводов через пентозофосфатный цикл. Пентозы, гексозы и гептозы образуют циклические изомеры, например:



глюкоза

циклический изомер глюкозы

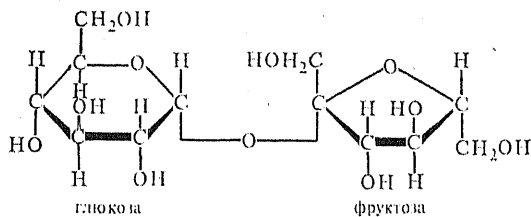
Глюкоза (виноградный сахар) как промежуточный продукт распада углеводов встречается в растениях в форме глюкозофосфорных соединений (кислот): глюкозо-1-фосфорная кислота, глюкозо-6-фосфорная кислота и глюкозо-1,6-дифосфорная кислота. Моносахариды манноза, арабиноза и ксилроза входят в состав различных сложных полисахаридов — растительных слизей и гемицеллюлоз.

При окислении моносахаридов с образованием карбоксила из первичной спиртовой группы образуются кислоты, которые называются уроновыми. Уроновые кислоты входят в состав пектиновых веществ (галактуроновая, глюкуроновая, маннуроновая). Фруктоза, или плодовый сахар, встречается в нектаре цветков.

**Олигосахариды.** К классу олигосахаридов относятся углеводы, состоящие из небольшого количества моносахаридов. Ос-

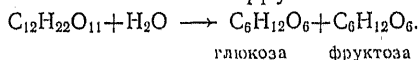
новые из них сахара, мальтоза, лактоза, рафиноза, стахиоза.

**Сахароза** (тростниковый сахар) — распространенный в природе дисахарид:



Она встречается в листьях, стеблях, корнях, клубнях, плодах растений. В корнях сахарной свеклы содержится до 27% сахарозы, в стеблях сахарного тростника — до 25%.

В разбавленных растворах кислот сахароза легко гидролизуется с образованием глюкозы и фруктозы:



Реакция гидролиза сахарозы катализируется ферментом сахаразой, или инвертазой. Глюкоза отклоняет плоскость поляризации вправо, а фруктоза — влево. Смесь глюкозы и фруктозы называется инвертным сахаром с обратной плоскостью поляризации.

**Мальтоза**, или солодовый сахар, расщепляется при гидролизе на две молекулы глюкозы. **Целлобиоза** образуется при гидролитическом расщеплении целлюлозы ферментом целлюлазой, встречается в свободном состоянии в соке некоторых растений. Целлобиоза, как и мальтоза, состоит из двух молекул глюкозы.

**Трисахарид рафиноза**  $\text{C}_{18}\text{H}_{32}\text{O}_{16}$  находится в семенах хлопчатника, сахарной свеклы и в других растениях. При гидролизе образует галактозу, глюкозу и фруктозу.

В слабощелочных растворах моносахариды глюкоза, манноза и фруктоза могут взаимно превращаться: глюкоза в маннозу и фруктозу, фруктоза в глюкозу и маннозу. В растениях такое взаимопревращение происходит легко (под влиянием соответствующих ферментов).

**Полисахариды.** К данной группе углеводов относятся крахмал, клетчатка, гликоген, инулин, пектиновые вещества, агар-агар, гемицеллюлоза и др. Это высокомолекулярные вещества, состоящие из большого количества (сотен и тысяч) остатков моносахаридов. Полисахариды содержатся в растениях как основные запасные вещества. Клетчатка и пектиновые вещества являются опорным материалом для клетки и тканей растения.

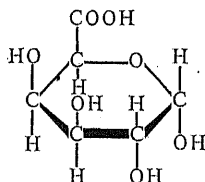
**Крахмал**  $[(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n\text{H}_2\text{O}]_m$  — типичный резервный полисахарид растений. Состоит из остатков глюкозы, откладывает-

ся в виде зерен в клубнях, корнях и зернах злаков. Содержание крахмала в зернах пшеницы достигает 75%, кукурузы — 72, риса — 80, в клубнях картофеля — 12—24%. Крахмал состоит из двух полисахаридов — амилозы и амилопектина, различающихся по химическим и физическим свойствам. Обычно содержание амилозы в крахмале составляет 15—25%, амилопектина — 75—85%.

Под влиянием ферментов происходит постепенное гидролитическое расщепление крахмала с образованием декстринов, мальтозы и конечного продукта гидролиза — глюкозы.

Инулин ( $C_6H_{10}O_5$ ) $_n$ , состоящий из остатков фруктозы, содержится в большом количестве в клубнях земляной груши, георгина, в корнях кок-сагыз. При гидролитическом расщеплении инулина образуется фруктоза.

Пектиновые вещества находятся в плодах (яблони, груши, цитрусовых, винограда), корнеплодах (свеклы, моркови) и соке растений. В основе строения пектиновых веществ лежит цепь остатков молекул  $\alpha$ -галактуроновой кислоты, соединенных между собой 1,4-глюкозидными связями:



$\alpha$ -галактуроновая кислота

Пектиновые вещества встречаются в растениях вместе с галактанами и арабанами (пентозанами).

Гемичеселлюлоза в значительных количествах встречается в одревесневших частях растений: стержнях початков кукурузы, соломе злаков (до 30%), а также в других частях растений вместе с целлюлозой.

При гидролизе гемичеселлюлозы образуются *D*-галактоза, *D*-ксилоза, *D*-арабиноза, уроновые кислоты, *D*-манноза, *D*-глюкоза. В зависимости от преобладания в составе гемичеселлюлоз тех или иных моносахаров они называются маннанами, галактанами или пентозанами (ксиланами и арабанами).

#### МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА И ИОННЫЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

Клетки и ткани растений состоят из элементарных частиц (протонов, электронов, нейтронов, фотонов), биоэлементов (воды, органогенов — H, C, S, O, P), ионов ( $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$ ), микроэлементов (Mn, Fe, Co, Cu, B, Al, V, Mo, I) и молекулярных структурных единиц (углеводов, жиров, фосфатидов, 20 аминокислот и 5 нуклеиновых оснований).



# 1. Распределение металлов в клетках растений (по Е. А. Бойченко)

Клеточные структуры	Металлы
Рибосомы	Mg, Ca, Mn
Ядра	Ca, Mg, Na, K, Fe, Zn, Cu, Mo
Хлоропласты	Mg, Ca, K, Na, Mn, Fe, Cu, Mo
Митохондрии	Ca, Mg, K, Na, Fe, Cu, Zn
Вакуолярный сок	Na, Mg, K, Ca
Клеточные стенки	Si, Ca, иногда Mg, Al

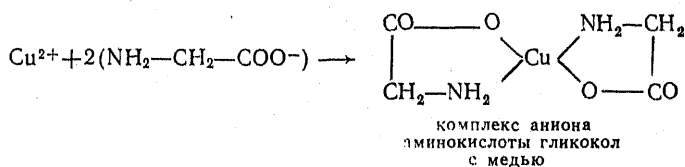
Минеральные вещества в клетке находятся в виде солей или в соединении с белками, углеводами и липидами.

Соли, которые диссоциируют на анионы ( $\text{Cl}^-$ ) и катионы ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ), играют важную роль в поддержании осмотического давления и кислотно-щелочного равновесия клетки. Преобладающими ионами в клетке являются анионы фосфата. Между клеточными структурами металлы распределяются следующим образом (табл. 1).

Минеральные вещества обуславливают изменения физико-химического состояния коллоидов и тем самым непосредственно влияют на внутреннюю архитектуру клетки. Металлы и неметаллы оказывают токсическое и антитоксическое действие на живые ткани и органы, выполняют функцию катализаторов биохимических реакций, играют роль в поддержании тургора и проницаемости цитоплазмы. Они являются центрами электрических и радиоактивных явлений в клетке.

Биохимическими исследованиями последних лет установлено, что роль элементов, и особенно микро- и ультрамикроэлементов, определяется тем, что они входят в состав высокоактивных комплексных соединений, так называемых хелатов, участвующих в обмене веществ в растении.

**Хелаты** — это органические внутрикомплексные соединения циклического строения, в молекуле которых содержится ион какого-либо металла, принимающий участие в создании кольца. Они образуются из аминокислот, нуклеиновых и органических кислот, витаминов, антибиотиков. Свойствами хелатов обладают также ферменты, хлорофиллы и другие комплексные соединения. Хелаты обеспечивают движение металлов по сосудам растений, участвуют в переносе электронов между каталитически активными белками:



Исследование топографии галогенов (Cl, F, Br, I) в растениях показало, что наибольшее их количество содержится в листьях, несколько меньше — в корнях и стеблях. В генеративных органах больше всего галогенов в цветках. Галогены распределяются в листьях в базипетальном порядке, в стеблях — в акропетальном. Преобладание органических соединений в протопласте придает химическим реакциям, происходящим в нем, специфический характер.

В протопласте имеются соединения с гетерополярными связями (ионные соединения), в молекуле которых содержатся ионы — радикалы, несущие электрический заряд. Удержание этих ионов друг возле друга обуславливается силой электрического притяжения. Примером таких соединений может быть  $\text{KNO}_3$ , в котором ионы  $\text{K}^+$  и  $\text{NO}_3^-$ , имея разные по знакам электрические заряды, взаимодействуют между собой. Комплексные белковые соединения гетерополярны, и реакции в них происходят с большой скоростью.

Существуют иные типы органических соединений с гомеополярными связями, молекулы которых состоят из атомов, соединенных лишь атомными связями. Примером этого могут быть  $\text{H}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{C}_6\text{H}_6$  и другие, в которых атомы соединяются между собой в молекулу парой электронов, общих для обоих атомов. Такие гомеополярные соединения в отличие от гетерополярных имеют малую электропроводность, и реакции в них осуществляются медленно, скорость их можно даже измерять.

### КОЛЛОИДНЫЕ СВОЙСТВА ЦИТОПЛАЗМЫ

Кинетика химических реакций в цитоплазме обуславливается сложным сочетанием факторов, среди которых структурные особенности цитоплазмы имеют большое значение. Белки цитоплазмы благодаря разнообразию их строения, химической природы, гетерополярности могут вступать в безграничное количество реакций с различными веществами, которые содержатся в цитоплазме или поступают извне. В результате этих реакций может измениться форма макромолекулы, что приведет к изменению ее химической активности. Таким образом, изменчивость свойств белков — важная особенность живого вещества.

Цитоплазма построена по коацерватному типу и представляет сложную коллоидную систему из белковых, углеводных и липидных соединений. В разработанной известным советским ученым А. И. Опариным теории о происхождении жизни на Земле большое значение придается выделению органических веществ, белоксодержащих комплексов в форме коацерватных капель из первичных водных растворов.

Белки относятся к гидрофильным коллоидам. Таки и же свойствами обладают и другие соединения, входящие в состав цитоплазмы. Коллоидная природа цитоплазмы имеет существенное биологическое значение. Благодаря большому количеству мельчайших частиц в коллоидных системах развиваются огромные суммарные поверхности, которые играют чрезвычайно большую роль. Они могут служить для связывания, адсорбции разнообразнейших активных веществ, прежде всего — снижающих поверхностное натяжение. На мицеллах происходит связывание ферментов и других соединений, адсорбируются различные питательные вещества. Все это создает условия для различных химических реакций.

Кроме рассмотренных свойств, белки обладают способностью денатурироваться. При денатурации гидрофильные коллоиды — белки — становятся гидрофобными, теряют стойкость и вследствие этого легко коагулируют. Такая типичная денатурация происходит при нагревании белков. Денатурированные белки, т. е. утратившие свои естественные свойства (выпали в осадок), способны адсорбировать красители. По поглощению красителя можно определить начало денатурации, хотя внешне белки могут казаться неизменными.

Белковые вещества как амфотерные соединения вследствие реакций с электролитами изменяют свой заряд, что отражается на состоянии коллоидной системы, а также на ее растворимости. С электролитами связаны величина и знак заряда биокolloидов цитоплазмы, соотношение между процессами гидратации и дегидратации, коацервации и т. д.

Важную роль во всех этих процессах играет поверхность цитоплазмы: она является средой для осуществления процессов адсорбции и десорбции, что влияет на движение частиц, которое может иметь большую скорость, проходить одновременно в противоположных направлениях и влиять также на свойства самой цитоплазмы — вязкость, эластичность, проницаемость и др.

Особенности цитоплазмы не позволяют рассматривать ее как истинно золеобразную жидкость, поскольку она по упругости приближается к гелю. Явление взаимного превращения золя в гель наблюдается на протяжении всей жизнедеятельности клетки. На состояние цитоплазмы влияют концентрация водородных ионов, а также соотношение между содержанием одно- и двухвалентных катионов. В присутствии кальция коагуляция белков в цитоплазме происходит при более низкой температуре.

Свойства цитоплазмы обуславливаются сложностью многофазной, полидисперсной, коллоидной системы. Цитоплазма имеет три слоя: внешний — плазмалемма, внутренний — тонопласт и лежащий между ними — мезоплазма. Пограничные

слои плазмалеммы и тонопласт вязкие и эластичные, а мезоплазма более текучая и менее эластичная.

Межмицеллярные пространства в цитоплазме содержат, кроме воды, еще и липоиды, которые находятся в непрочной связи с некоторыми боковыми цепочками белковых веществ. Эти боковые цепочки заканчиваются одной или двумя гидрофобными группами  $\text{CH}_3$ , обладающими способностью присоединять к себе жиры. Кроме того, молекулы липоидных веществ имеют гидрофильные группы  $\text{COOH}$ ,  $\text{CONH}_2$ ,  $\text{NH}_2$ , которые определяют способность липоидов взаимодействовать с водой. Следовательно, гидрофобные группы молекул будут ориентированы в сторону плазмалеммы, а гидрофильные — мезоплазмы. Липиды способны снижать поверхностное натяжение жидкостей; согласно законам физической химии они концентрируются главным образом на поверхности.

Во взрослых клетках, которые имеют вакуоли, на внутренней поверхности цитоплазмы, граничащей с клеточным соком, также образуется обогащенный липидами внешний слой, аналогичный плазмалемме; одновременно содержащиеся в клеточном соке липиды скапливаются возле поверхности вакуоли, которая граничит с цитоплазмой. Поэтому тонопласт богаче липидами, чем мезоплазма. Структура цитоплазмы чрезвычайно подвижна, и имеющиеся в ней вещества непрерывно вступают во взаимодействие как друг с другом, так и с органическими веществами или минеральными солями, которые поступают в клетку или вырабатываются цитоплазмой. Так, под влиянием сахара ее структура может из золя перейти в гель.

Таким образом, цитоплазма — это сложная гетерогенная коллоидная структура, которая включает большое количество различных компонентов. Дисперсной средой является комплексный гидрозоль с высоким содержанием белковых и других макромолекул, сахаров, неорганических солей, например фосфатов. Важную роль играет вода, которая насыщает всю систему коллоидов цитоплазмы, образуя непрерывную фазу.

В живой цитоплазме постоянно происходят процессы новообразования и распада различных веществ, коагуляция коллоидов и их обратное превращение в золи, образование коацерватов, гелей и т. д. Эти процессы непосредственно зависят от состояния и свойств структур, из которых она состоит. Изменения протоплазматических структур под воздействием внешних условий имеют приспособительный характер.

Следовательно, цитоплазма — система многофазная, подвижная, динамичная; она закономерно изменяется под влиянием внутренних и внешних факторов.

В цитоплазме осуществляются метаболические циклы веществ и энергии, составляющие основу жизни растительного организма.

## КЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ

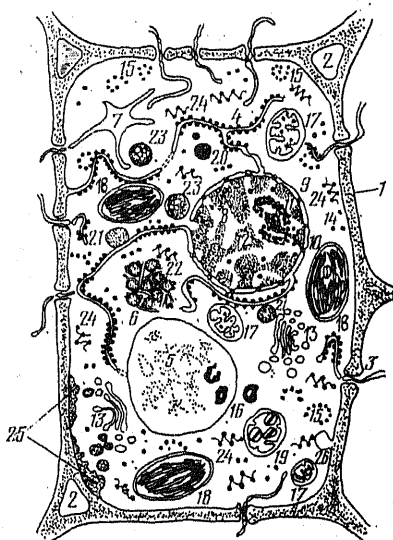
По строению и организации клетки — очень сложные образования (рис. 1). В них обнаружены различные микроскопические и субмикроскопические структуры, обладающие высокой динамичностью и способностью закономерно изменяться соответственно изменениям условий существования организма и приспосабливаться к ним.

Наиболее важные компоненты клетки (животной и растительной) — ядро и цитоплазма, которые тесно связаны между собой и не могут существовать раздельно, однако строение и функции их неодинаковы. Ядро возникло на определенном этапе эволюционного развития клетки.

**Ядро** — главный органоид клетки. Оно покрыто тонкой двухслойной мембраной с порами для соединения с цитоплазмой. Ядро обычно имеет шарообразную форму (рис. 2), но в некоторых случаях — палочкообразную, лопастную и даже сетчатую. В ядре хорошо видна еще меньшая по размеру структура — ядрышко, где накапливается и, по-видимому, синтезируется РНК, которая затем переносится в цитоплазму и становится основной структурной единицей рибосом. В ядрах содержится большое количество ферментов, обуславливающих освобождение и трансформацию энергии и осуществление многочисленных синтезов. Таким образом, энергетически ядра представляют собой полностью независимые органоры клетки. Состав их ферментов обеспечивает образование аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) в процессе гликолиза и свидетельствует о высокой метаболической активности.

Рис. 1. Общая схема ультраструктурного строения растительной клетки (по Р. К. Саляеву):

1 — пектоцеллюлозная мембрана; 2 — межклетники; 3 — плазмодесмы; 4 — эндоплазматическая сеть (ретикулум); 5 — вакуоль; 6 — тонопласт; 7 — провакуоль; 8 — ядро; 9 — ядерная мембрана; 10 — ядерная пора; 11 — ядрышко; 12 — интерфазные хромосомы; 13 — аппарат Гольджи; 14 — рибосомы; 15 — полирибосомы; 16 — транслосомы (толстостенные гранулы); 17 — митохондрии; 18 — хлоропласт; 19 — лейкопласт; 20 — осмиофильные гранулы (мельчайшие капельки липидов); 21 — цитосома (гранула, находящаяся в тесном контакте с эндоплазматической сетью); 22 — элайопласт (скопление микрогранул и микротрубочек); 23 — сферосома (плотные гранулы, содержащие разные гидролазы); 24 — спиралевидные фибриллы гиалоплазмы; 25 — скопление экскрета аппарата Гольджи; 26 — цинциотонные инвагинации.



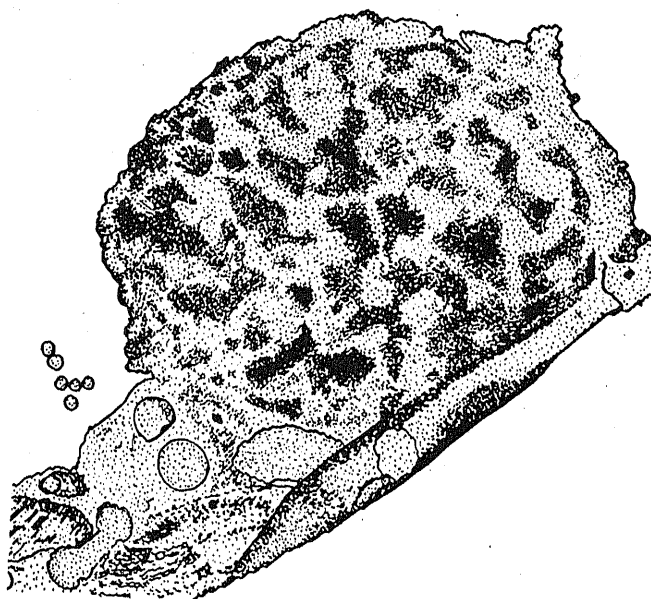


Рис. 2. Ядро мезофилла пшеницы (фото А. М. Силаевой).

Химическими компонентами ядра являются в основном белки и нуклеиновые кислоты. Химический состав изолированных ядер, выделенных из проростков гороха (по А. Фрей-Вислингу и К. Мюлеталеру), % (по массе): ДНК—14, РНК—12,1, основные белки — 22,6, другие белки — 51,4.

Основные (щелочные) белки — это протамины и гистоны, которые содержат много основных аминокислот: лизина, гистидина и особенно аргинина. Протамины и гистоны образуют с нуклеиновыми кислотами нуклеопротеиды. Другие белки могут содержаться в ядре в виде самостоятельной фазы. Ядрышко состоит из больших гранул, которые по размеру близки к рибосомам (диаметр их 15 нм) и содержат большое количество РНК. Основное вещество ядра называется нуклеоплазмой. В ядре находятся хромосомы — носители наследственности. Хромосомы имеют хроматиновые структуры, основными компонентами которых являются ДНК и РНК.

**Цитоплазма** — рабочий аппарат клетки. Она пронизана системой мембран, которые отходят от ядерной оболочки и соединяются с внешней мембраной клетки. Эти внутренние клеточные мембраны, образующие густо переплетенную сеть с многочисленными канальцами и полостями, называют **эндоплазматической сетью**. Функциональное значение ее разно-

образно. Она участвует в синтезе ассимилятов. Мембраны эндоплазматической сети пронизывают и объединяют в единое целое клетку, а также служат своеобразными путями перемещения ассимилятов и передачи раздражения от клетки к клетке, которая осуществляется последовательной перезарядкой поверхности мембран. Химически клеточные мембраны гетерогенны и состоят из протеидов (80%, из них 25% приходится на белки-ферменты) и липидов (20%), среди которых много фосфолипидов.

Структурные элементы клетки можно разделить на три большие функциональные группы:

1) органеллы, которые катализируют превращение энергии, — митохондрии и хлоропласты;

2) органеллы, которые катализируют репликацию белков, — рибосомы, полирибосомы;

3) клеточные гранулы и другие образования, которые принимают участие в синтетических реакциях, обмене веществ (сферосомы, цитосомы, элайопласты, транслосомы, осмиофильные гранулы, аппарат Гольджи и т. д.).

Электронно-микроскопическими исследованиями установлено, что растительная клетка состоит из большого количества мембранных систем. Многие из субклеточных компонентов имеют мембранное строение.

В процессе эволюции хондриом (совокупность митохондрий клетки) образовался, по-видимому, позже, чем пластом (совокупность пластид — лейкопласты, хлоропласты и хромопласты). Возможно, что митохондрии отделились в филогенезе от системы пластид. Митохондриальный аппарат — необходимый компонент всех клеток, которым присущ аэробный способ жизни, тогда как хлоропласты являются обязательным ингредиентом только клеток автотрофных растений.

Хлоропласты и митохондрии — это «силовые станции», от которых зависит жизнедеятельность клетки и растения в целом, так как одна из них накапливает солнечную энергию в макроэргических связях АТФ, а вторая превращает энергию, содержащуюся в питательных веществах, также в энергию АТФ.

**Митохондрии** (от греч. *mitos* — нить, *chondros* — зернышко) — органеллы шарообразной формы, диаметром 0,5 мкм и длиной 2 мкм. Это нестойкие структуры, в липофильных жидкостях они разрушаются, а в воде набухают, имеют двойную оболочку, состоящую из внутренней и внешней мембран. Между мембранами имеется просвет (10 нм), заполненный сывороткой. Внутренняя мембрана митохондрий образует кристы, или трубочки. К ней со стороны стромы присоединены с помощью «стебельков», или ножек, частицы, которые получили название оксисом, так как они содержат окислительные ферменты. Внут-

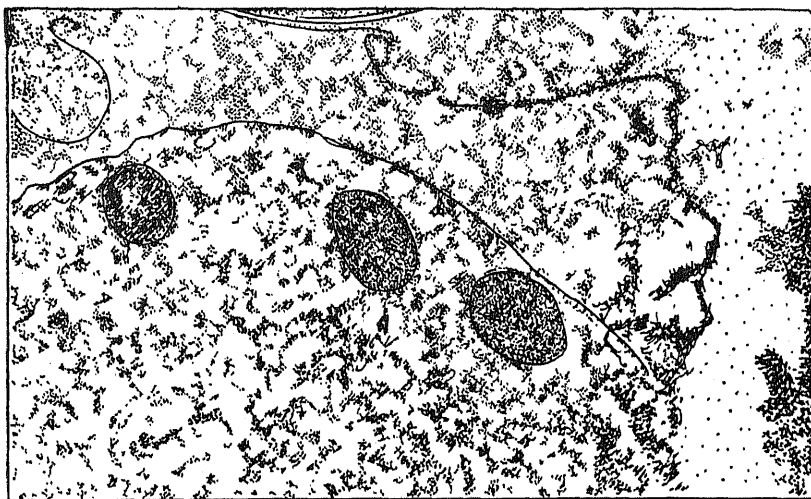


Рис. 3. Митохондрия мезофилла сахарной свеклы (фото А. М. Силаевой).

реннее пространство митохондрий заполнено матриксом, или хондриоплазмой, — вязким раствором, содержащим ферменты (рис. 3, 4).

Митохондрии состоят из белка ( $\frac{2}{3}$ ) и липидов ( $\frac{1}{3}$ ), среди которых половина приходится на фосфолипиды. Неотъемлемыми компонентами митохондрий являются ДНК и все типы РНК. Находящаяся в матриксе митохондрий ДНК в виде нитей способна к независимой от ДНК ядра репликации. В митохондриях обнаружены специфические рибосомы, которые обеспечивают автономный синтез некоторых белков. Так, митохондрии проростков гороха содержат, %: белка — 30—40, РНК — 0,5—1, фосфолипидов — 30. В митохондриях сосредоточены ферменты цикла трикарбоновых кислот, флавопротеиды и цитохромы.

Митохондрии — дыхательные центры клетки, обладают следующими функциями: 1) осуществляют окислительные реакции, являющиеся источником электронов; 2) переносят электроны по цепи компонентов, синтезирующих АТФ; 3) катализируют синтетические реакции, идущие с использованием энергии АТФ; 4) регулируют биохимические процессы в цитоплазме.

При анаэробном дыхании митохондрии исчезают и эндоплазматическая сеть становится более развитой. В клетке в зависимости от ее типа и функции содержится 50—5000 митохондрий.

**Пластиды** образуются из пропластид — маленьких амебообразных телец (диаметром 0,05—0,5 мкм), которые формируются



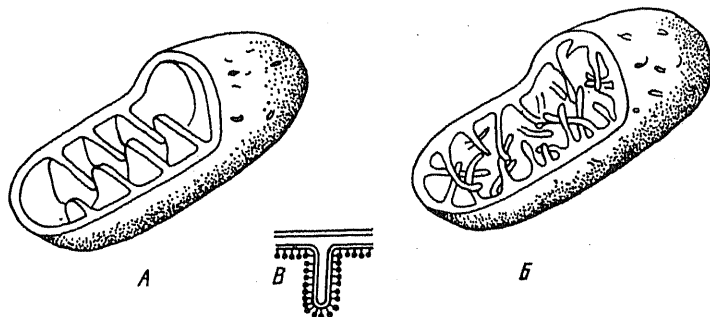


Рис. 4. Типы структуры митохондрий (по А. Фрей-Висслингу):

А — внутренняя мембрана митохондрий образует кристы; В — внутренняя мембрана образует трубочки; В — оксисомы на внутренней мембране и ее выростах.

из инициальных частиц, отделяющихся от ядра, и содержат нуклеоплазму. Пластом состоит из пластид трех типов: лейкопластов (бесцветные), хлоропластов (зеленые) и хромопластов (оранжевые); их размеры в среднем составляют  $2 \times 5$  мкм. Пластиды по монотропному типу развития проходят несколько стадий, а именно (по А. Фрей-Висслингу и К. Мюлеталеру):

- |   |   |                     |
|---|---|---------------------|
| 1) ювенильная (рост)                              | { | инициальные частицы |
| 2) активная (метаболизм)                          |   | протопластиды       |
| 3) дегенерация, старение<br>(пассивное состояние) | { | лейкопласты         |
|   |   | хлоропласты         |
|   |   | хромопласты         |

Пластиды имеют двойную мембрану, внутри которой находится гранулярное вещество, называемое строомой. В начале развития строма пластид имеет гранулярное строение.

Структура хлоропласта формируется в несколько этапов. Первичная дифференциация пластиды начинается с инвагинаций внутренней мембраны до образования проламеллярного тела (без света). Второй этап связан с образованием ламеллярно-гранулярного строения, биосинтезом и накоплением хлорофилла. В хлоропластах высших растений образуются грани, которые состоят из серии ламелл, или двойных мембран (рис. 5). Каждая двойная мембрана образует закрытый мешочек, или сумку, которая называется тилакоидом. Ламеллы состоят из белков и липидов. Химический анализ ламелл, выделенных из хлоропластов шпината, показал, что в них 52% приходится на белок и 48% на липидную фракцию, которая включает хлорофилл *a* и *b*, каротиноиды (ксантофиллы и каротины), пластохинон, витамин  $K_1$ , фосфолипиды (галактозил-глицериды, фосфоглицериды), сульфоллипиды.

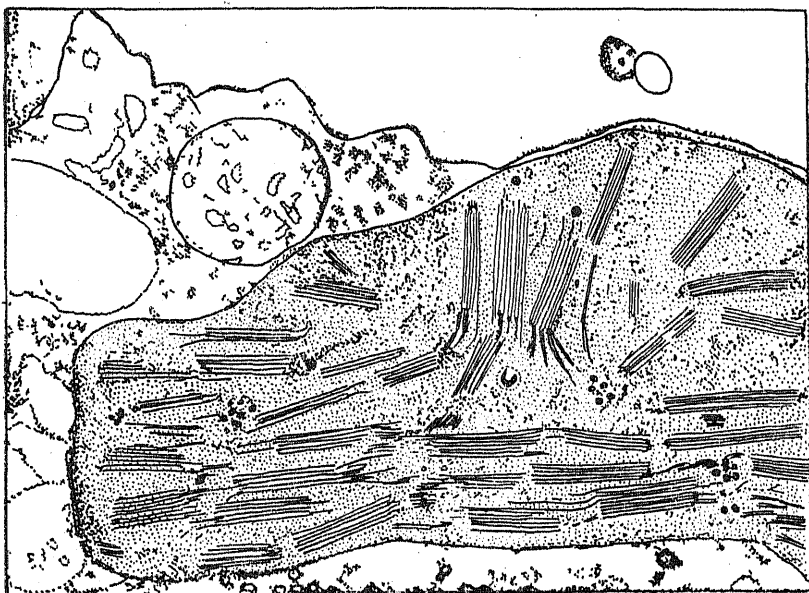


Рис. 5. Хлоропласт клетки мезофилла пшеницы Мироновская 808 ( $\times 24\,000$ , фото А. М. Силаевой).

Хлоропласты имеют определенную биохимическую и генетическую автономию. В них синтезируется ДНК, которая отличается от ядерной ДНК. Хлоропластам свойственны также своя белоксинтезирующая система (рибосомы) и автономность процесса биосинтеза белка. Увеличение размеров пластид коррелирует с накоплением белка. Хлоропласт можно представить как уменьшенную и упрощенную модель клетки, которая реагирует на действие света включением и выключением своих генов. Основная функция хлоропластов — участие в процессе фотосинтеза. Функция лейкопластов — участие во вторичном синтезе крахмала в клетках. Хромопласты, как правило, образуются из хлоропластов, а иногда, например в корнеплоде моркови, из лейкопластов. При этом строма дегенерирует, ламеллярная структура разрушается, оболочка сохраняется и образуются глобулы, которые содержат капельки желтого цвета с каротиноидами.

**Рибосомы** — это рибонуклеопротеидные частицы сферической формы, диаметром 15—35 нм. В них содержится приблизительно одинаковое количество структурного белка и высокополимерной РНК. Комплексы из пяти и более рибосом называются полирибосомами, или полисомами. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц с различными коэффициентами седиментации, которые агрегируются в единое це-

лое с помощью ионов магния. Слипаясь по две, они образуют димеры. Рибосомы очень пористые и отличаются высокой степенью гидратации. Они выполняют чрезвычайно важные функции в обмене веществ — это центры биосинтеза белка в клетке. Роль рибосом в белковом синтезе заключается в том, что они обуславливают процесс, при котором активированные аминокислоты конденсируются, образуя полипептидную цепь.

Рибосомы имеются в клетках всех организмов. Они локализируются в цитоплазме и органеллах (ядре, митохондриях, пластидах). В хлоропластах рибосомы находятся в свободном и связанном с их структурой состоянии. Последние более интенсивно включают  $^{14}\text{C}$  аминокислот в белки и являются полирибосомами. В дифференцированных клетках большинство рибосом, как правило, связаны с липопротеидными мембранами, которые пронизывают цитоплазму и образуют эндоплазматическую сеть. Такая эндоплазматическая сеть с прикрепленными к ней рибосомами называется **эндоплазматическим ретикуломом**.

**Сферосомы** — субмикроскопические компактные частицы цитоплазмы диаметром 0,4—0,8 мкм, содержат белковую строму и цитохромоксидазу, ферментативно активны, богаты жирами. Сферосомы, по-видимому, осуществляют биосинтез жиров, а именно последний его этап — перэтерификацию глицерофосфата путем обмена между фосфорной кислотой и жирными кислотами. Таким образом, сферосомы можно считать специализированными органеллами, функция которых — биосинтез жиров.

**Лизосомы** по структуре и химическому составу близки к сферосомам, но богаче ферментами — в них обнаружены ферменты нуклеазы, фосфатазы, протеазы и т. д. Вполне вероятно, что лизосомы переваривают макромолекулярные продукты, поглощенные путем пиноцитоза. Они участвуют и в автолизе клетки.

**Цитосомы** — мелкие гранулы, которые находятся в тесном контакте с мембранами эндоплазматической сети, чем и отличаются от свободнолежащих сферосом и лизосом.

**Транслосомы** — толстостенные гранулы, функция которых, по-видимому, заключается в накоплении продуктов метаболизма фенольных производных и их транспортировке в вакуоль.

Так называемые **диктиосомы**, или **аппарат Гольджи**, могут состоять из отдельных пластинок, палочек и чешуек, разбросанных по всей цитоплазме клетки. Возможно, что аппарат Гольджи принимает участие в управлении общим ходом физиологических процессов, в образовании вакуолей и клеточных оболочек.

Таким образом, высокая активность органелл клетки связана с особенностями их строения и химическим составом. Плас-

## 2. Химический состав органелл растительной клетки, % на сухое вещество

Органеллы	Белки	Липиды	Нуклеиновые кислоты
Цитоплазма	80—95	2—3	1—2
Пластиды	30—45	20—40	0,5—3
Митохондрии	30—40	25—38	1—6
Рибосомы	50—57	3—4	35
Ядро	50—80	8—40	10—30

тиды, митохондрии, микросомы содержат основную массу биокатализаторов (ферментов, витаминов и т. д.) и большое количество (25—30%) липонуклеопротеидов (табл. 2).

Каждая группа органелл выполняет свои функции на основании непрерывного взаимодействия с другими физиологически активными центрами клеток. Это видно на примере фотосинтеза и дыхания.

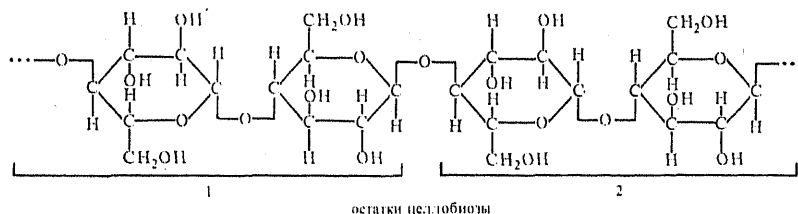
**Клеточная оболочка** состоит из клетчатки, или целлюлозы ( $C_6H_{10}O_5$ )<sub>*n*</sub>, — полисахарида, который гидролизуетс до глюкозы. Клетчатка является главным веществом хлорофиллоносных растений и по абсолютному количеству занимает первое место среди всех органических веществ на земной поверхности. Ниже приведен химический состав первичных растительных клеточных оболочек (колеоптилей, стеблей, листьев, корневых волосков), % на сухое вещество:

гемичеселлюлоза	53
целлюлоза	30
пектиновые вещества	5
белки	5
липиды	7

Клеточная оболочка начинает развиваться с образования клеточной пластинки в анафазе митоза. Это происходит сразу после деления ядра. Целлюлоза в виде микрофибрилл формирует каркас. Микрофибриллы — эластичный строительный элемент клеточной оболочки (стенки), диаметр их 10—30 нм, длина несколько микрометров.

Отдельная микрофибрилла состоит из нескольких сотен молекул целлюлозы. Микрофибриллы, располагаясь параллельно своей оси, удерживаются вместе водородными связями и у высших растений цементируются гемичеселлюлозой. Характерная особенность микрофибрилл целлюлозы — анизотропия набухания в воде, т. е. не во всех направлениях их поперечного сечения микрофибриллы увеличиваются одинаково. Важнейшая функция клеточной оболочки заключается в физическом противодействии осмотическому давлению со стороны внутреннего содержимого клетки. Это давление является движущей силой увеличения размеров и изменения формы клеток.

Клетчатка составляет более 50% древесины, а в волокне хлопчатника — более 90%. Структурная формула молекулы целлюлозы имеет такой вид:



Молекула клетчатки в среднем содержит 1400—10 000 глюкозных остатков, расположенных в виде цепочки и соединенных между собой кислородным мостиком. Количество остатков глюкозы в молекуле целлюлозы в зависимости от растительного материала и способа его обработки изменяется в широких пределах (табл. 3). Соответственно изменяется молекулярная мас-

### 3. Молекулярная масса целлюлозы

Растительный материал	Молекулярная масса	Количество остатков глюкозы в молекуле
Хлопчатник	1 750 000	10 800
Лен	5 900 000	36 000
Рапи	20 000	12 400
Древесина	400 000—500 000	2500—3100

са, или степень полимеризации. В длинных волокнообразных клетках, например в волосках семян хлопчатника или в лубяных волокнах льна, конопли, цепочки целлюлозы вытянуты в одном направлении, по длине клеток, но под некоторым углом к продольной оси. Таким образом, клеточная стенка имеет несколько спиральное строение.

Между мицеллами целлюлозы остаются межмицеллярные пространства, сквозь которые может легко проходить вода как в середину клетки, так и в окружающую среду. По бокам цепи целлюлозы связаны друг с другом дополнительными валентностями. Последние в несколько раз слабее, чем связи основных валентностей, поэтому волокнообразные клетки сравнительно легко расщепляются в продольном направлении, тогда как в поперечном направлении они достаточно прочные (не уступают в этом отношении металлической проволоке).

В паренхимных клетках цепочковидные молекулы целлюлозы состоят из мицелл, которые перекрещиваются в различных направлениях и образуют волокнообразную структуру или сложную неправильную сетку. Пространства такой сетки за-

полнены водой и межмицеллярными веществами. В клетках молодых эмбриональных тканей таким межмицеллярным веществом является пектин, а в клетках древесины — лигнин.

Клеточные оболочки способны к набуханию. Около нитевидных молекул целлюлозы вода размещается в продольных щелях, и оболочка набухает главным образом в поперечном направлении и очень слабо в продольном. Иная картина в паренхимных клетках, где наблюдается переплетение мицелл в виде войлока. В этом случае клетки паренхимы, набухая, увеличиваются в объеме во всех направлениях.

**Вакуоль.** Основная функция вакуоли — поддержание гомеостаза клетки. В клеточном соке вакуоли в растворенном состоянии содержатся соли, сахаристые вещества, белки, аминокислоты, органические кислоты, липиды, а также пигменты, которые относятся главным образом к группе флавоноидов. Так, пигменты антоцианы придают лепесткам цветков и другим частям растения красную, фиолетовую, синюю окраску. Красная окраска корней столовой свеклы обусловливается присутствием в клеточном соке бетанина — гликозида  $\beta$ -цианина (азотсодержащего аналога антоцианина).

Исследования выделенных вакуолей (Калифорнийский университет США) показали, например, что вакуоли из эндосперма прорастающих семян клещевины содержат до 25% всего количества белка в клетке, 62% сахарозы и различные гидролитические ферменты: кислую протеазу, карбопептидазу, фосфодиэстеразу,  $\beta$ -галактозидазу и др.

Получены интересные данные об образовании вакуолей. В клетках сухих семян вакуоли отсутствуют, но в них содержатся белковые тела — отложения запасных белков. При прорастании семян наружный слой белковых тел растворяется в воде и образуются капельки, содержащие их остатки. Затем капельки сливаются, образуя большую центральную вакуоль. Известны также данные о протеолитической функции вакуолей.

Следовательно, опровергается представление о вакуоли как оместилище конечных продуктов обмена, отходов клетки, не имеющих влияния на биохимические процессы, происходящие в цитоплазме, и вакуоль рассматривается как органелла, обладающая аутофаговой активностью, участвующая в обмене веществ клетки.

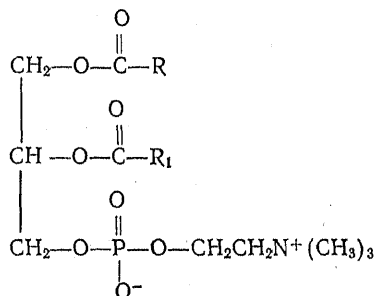
## **МЕМБРАННЫЕ СИСТЕМЫ КЛЕТКИ И ИХ ПРОНИЦАЕМОСТЬ**

Мембраны — это ультратонкие структуры, расположенные на поверхности клетки и субклеточных частиц. Они отделяют клетку от внешней среды и образуют внутри клетки отсеки (компарменты), относительно изолированные один от другого.

Мембраны формируют поверхность цитоплазмы клетки — плазмалемму — и сложную систему складок и замкнутых полостей внутри клетки, субмикроскопические структуры (комплекс мембран эндоплазматического ретикулума, тонопласт, мембраны хлоропластов, митохондриальные мембраны, аппарат Гольджи и др.). Толщина мембран 7—10 нм.

**Структурная и молекулярная организация биологических мембран.** Эта проблема — одна из актуальнейших в современной биологии. Ее решение позволит не только адекватно представить структурную и функциональную организацию клетки, но и активно воздействовать на нее. Мембраны образуют большие площади и играют универсальную регуляторную роль. Функции биологических мембран многообразны: активный транспорт веществ, общая и избирательная диффузия небольших молекул и ионов, регулирование транспорта ионов и продуктов метаболизма внутри клеток, преобразование световой энергии в химическую энергию АТФ и энергии биологического окисления в химическую энергию макроэргических фосфорных связей. Мембраны поддерживают неравномерное распределение ионов (например, калия, натрия, хлора) между протопластом и окружающей средой и обуславливают появление разности биоэлектрических потенциалов.

Мембраны химически гетерогенны и в основном состоят из протеинов и липидов, в их состав входят также полисахариды, нуклеиновые кислоты и другие соединения. Типичным компонентом большинства мембран является фосфатидилхолин, или лецитин:



Физические исследования показали, что биологическая мембрана находится в жидкокристаллическом состоянии. При физиологической температуре мембраны расплавлены и их вязкость близка к вязкости растительного масла, белки находятся в липидном слое (данные М. В. Волькенштейна).

Кроме монотонной четырехслойной (рис. 6) картины мембранного комплекса, в последнее время выявляют глобулярный характер срединной гидрофобной области мембран и более гид-

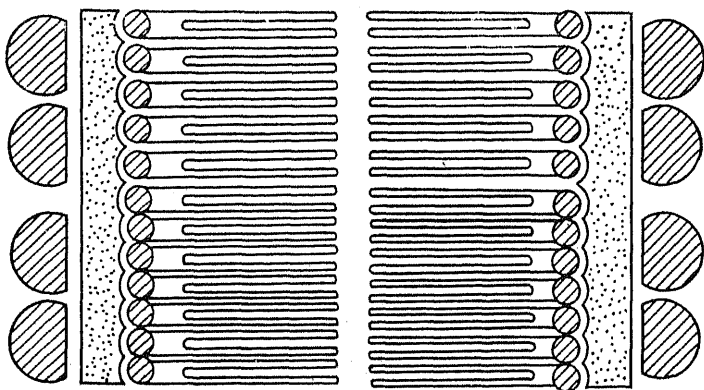


Рис. 6. Схематическое изображение устройства биологической мембраны типа сэндвича (по Л. Е. Нокін, М. Р. Нокін): среднюю часть составляют два слоя липидов с водорастворимыми головками наружу; они расположены между двумя тонкими слоями белка, изображенными в виде двух полосок, испещренных точками; эти слои покрыты с паружной стороны молекулами белков, показанными большими заштрихованными кругами.

рофильные, относительно толстые периферические участки. Мембраны представляют собой также своеобразные матрицы, на которых размещены ферментные системы. Такие биологические мембраны являются жизненно важными структурами, без которых клетка не может существовать.

Современные представления о молекулярном строении мембранных структур, их значении для роста и деления клеток, транспорта веществ и метаболизма обуславливаются тем, что фосфолипиды и протеины, будучи основой биологически активных мембран в природе, не могут быть однообразными, их активность и структура зависят от энзимов, а транспортные функции — и от специфических протеинов.

Мембраны состоят из динамических структур двух типов: относительно быстро изменяющиеся мембраны и мембраны, циркулирующие между определенными клеточными компонентами и образующие позже поверхности цитоплазмы. Мембраны формируются из закрытых пузырьков, которые циркулируют в клетке. Вновь появившаяся мембрана — результат последовательного слияния нескольких слоев пузырьков и освобождения внутреннего содержимого пузырька.

Наблюдается разнообразие в способности клеточных мембран воспринимать воду и электролиты, а также свет. Установлено, что два основных процесса энергообеспечения живых систем — фотосинтез и дыхание — локализованы в мембранах внутриклеточных органелл растений: хлоропластов и митохондрий.



Транспорт через биологические мембраны обусловлен разрывом или образованием валентных связей. Типичным примером такого процесса может быть работа «калий-натриевого насоса», которая связана с химической реакцией гидролиза богатого энергией АТФ, катализируемого ферментом аденозинтрифосфатазой. Этот гидролиз сопровождается переносом иона  $\text{Na}^+$  из клетки и поступлением в клетку иона  $\text{K}^+$ . Переносчиком иона  $\text{K}^+$  является, очевидно, особый фермент, а иона  $\text{Na}^+$  — фосфорилированный фермент, образующий в процессе гидролиза АТФ.

*Коэффициенты распределения веществ и проницаемости мембран.* Основным барьером, препятствующим диффузии веществ в клетки и из клеток растений, является плазмалемма. Мембраны органелл играют аналогичную роль для различных субклеточных участков, а тонопласт — для вакуолей.

Распределение диффундирующих веществ по обе стороны мембраны характеризуется коэффициентом распределения ( $K$ ), который представляет отношение концентрации растворенного вещества в мембране ( $C$ ) к концентрации вне мембраны ( $C_1$ ):

$$K = \frac{C}{C_1}.$$

Коэффициент  $K$  для конкретного вещества часто рассматривают как его растворимость в мембране, деленную на растворимость в окружающем водном растворе.

На практике коэффициент распределения получают, вычисляя отношение равных концентраций вещества в липидной (например, в оливковом масле) и водной фазах. Этот простой способ определения коэффициента распределения обусловлен высоким содержанием липидов в мембране. Коэффициенты распределения колеблются в достаточно широких пределах — от  $10^{-4}$  до 10. Исследования показали, что проницаемость мембран зависит от растворимости веществ в липидах.

Проникновение растворенного вещества в клетку может быть выражено законом Фика — поток веществ пропорционален градиенту концентрации ( $j$ ):

$$j = -D \Delta C,$$

где  $D$  — коэффициент диффузии;  $\Delta C$  — разность концентраций растворов.

При замене значения коэффициента диффузии коэффициентом проницаемости мембраны, а градиента концентрации — разностью концентраций по обе стороны мембраны уравнение для определения проницаемости мембраны будет иметь следующий вид:

$$ds/dt = PA(c^0 - c^1),$$

где  $s$  — количество какого-либо вещества, которое поступает в клетку;  $ds/dt$  — скорость проникновения вещества в клетку;  $A$  — единица площади мембраны, через которую диффундирует вещество;  $P$  — коэффициент про-

нищаемости;  $(c^0 - c^1)$  — разность концентрации веществ по обе стороны мембраны.

Неодинаковая скорость диффузии ионов через мембрану является одним из физических факторов, который влияет на избирательное накопление элементов в клетках.

## БИОКАТАЛИЗАТОРЫ-ФЕРМЕНТЫ

Для живой системы характерны не отдельные химические процессы, а тот закономерный порядок, в котором они осуществляются в клетке организма, а также соотношение отдельных групп процессов, их взаимная координация. В растительном организме физико-химическая среда создается в результате взаимосвязей, с одной стороны, между внешней средой и организмом, а с другой — между многочисленными катализаторами и субстратами внутри организма.

Катализаторы в химических реакциях и биокатализаторы в живых организмах значительно ускоряют реакции и облегчают их течение. Если для реакции в условиях химической лаборатории необходимы повышенная температура, большое давление и высокая концентрация реагирующих веществ, то в живом организме она осуществляется при 20—30°C, давлении, близком к атмосферному, и часто при незначительной концентрации исходных продуктов, с намного большей скоростью, чем в лабораторных условиях.

Весной в пробуждающихся многолетних растениях интенсивно проходят процессы синтеза за счет свободной энергии, которая выделяется при окислении углеводов (сахаров) при температуре несколько выше 0°C. При таких условиях для реакции необходимы более активные катализаторы, чем применяемые в лабораториях. В живых организмах роль таких катализаторов выполняют сложные белковые молекулы, которые называются биокатализаторами или ферментами (энзимами).

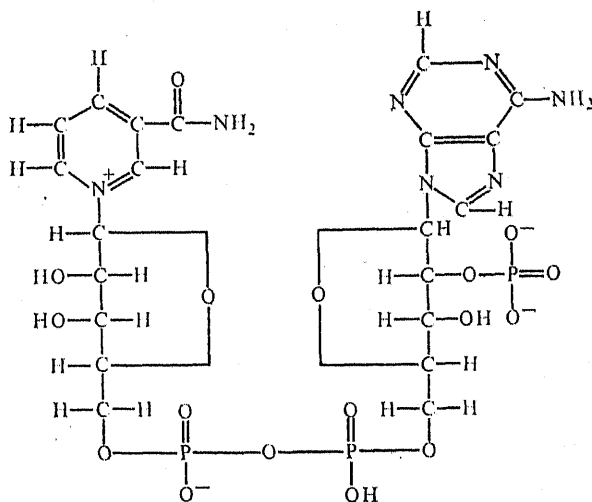
Таким образом, ферменты — это вещества белковой природы, которые образуются в процессе жизнедеятельности организма и своим участием в обмене веществ обеспечивают единство между средой и организмом. Без ферментов нет жизни.

Стоящие перед биологической наукой важные задачи можно решить, только всесторонне и глубоко исследовав белки — ферменты, их структуру, биосинтез и особенности действия при разнообразных внешних и внутренних факторах.

Ферменты подразделяются на одно- и двухкомпонентные. Первые состоят только из молекул белка, вторые — из белковой части, получившей название апофермента, и соединения небелковой природы, называемой простетической группой. В двухкомпонентных ферментах белок-носитель называют

также фероном, а небелковую активную группу — агоном. У двухкомпонентных ферментов, небелковая часть которых легко отделяется от апофермента, простетические группы называют коферментами. Размеры кофермента во много раз меньше размеров белковой молекулы (апофермента).

Коферменты ферментов пиридиновых дегидрогеназ — никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), флавиновых ферментов — флавиннуклеотиды, фермента глицинтрансформиназы — производные фолиевой кислоты.



Никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ)

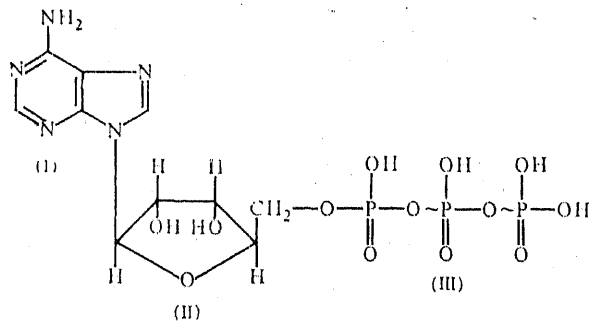
Наука о ферментах — энзимология — превратилась в большую отрасль знаний и тесно связана со многими науками. Кроме того, данные ее широко применяются на практике в различных отраслях, например в пивоварении и других бродильных производствах, в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур и т. д. Хотя процессы брожения и пивоварения были известны издавна, первое представление о ферментах возникло в 1814 г., когда действительный член Петербургской академии наук К. Кирхгофф открыл явление превращения крахмала в сахара в высушенном ячменном солоде. В 1833 г. французские химики А. Пайен и Ж. Персо впервые выделили из осадка, образующегося при добавлении спирта к солодовому экстракту, термолабильное вещество, которое обладает способностью превращать крахмал в сахар. Это вещество они назвали диастазой (от греч. *diastasis* — разделять), сейчас его чаще называют амилазой.

После открытия ферментов многие исследователи обратили внимание на сходство их действия с действием дрожжей при брожении. Во второй половине XIX в. произошел большой спор между знаменитым химиком М. Бертло, который считал, что брожение и подобные процессы обусловлены действием химических веществ, и выдающимся микробиологом Л. Пастером, утверждавшим, что брожение неотделимо от жизнедеятельности клеток. Эта дискуссия закончилась после того, как немецкому ученому Э. Бухнеру удалось получить ферменты из дрожжевого экстракта, вызывающие брожение даже при отсутствии дрожжевых клеток.

Специфическая деятельность ферментов является одним из важнейших факторов осуществления процессов обмена веществ в организме, их согласованности и направленности\*.

Многочисленные биологические катализаторы в организме — ферменты, отличающиеся исключительной специфичностью и эффективностью действия, ускоряют только определенные превращения данного вещества. Распределение скоростей ферментативных превращений в организме в значительной мере определяет специфичность процессов обмена веществ.

Действия ферментов согласованны: продукты катализа одного фермента поступают к действию с не рассеиваются в содержимом клетки; реакции, выделяющие энергию, тесно связаны с реакциями, требующими ее затрат. Например, окисление сахаров и жиров происходит с выделением энергии, тогда как для синтеза белков необходимы затраты ее. Связь между реакциями такого типа устанавливается через аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ) — химический аккумулятор энергии в удобной для усвоения форме.



Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)

\* Неорганические катализаторы в этом отношении достаточно универсальны. Так, ион водорода катализирует гидролиз тростникового сахара, мальтозы, крахмала, белков и многих других веществ.

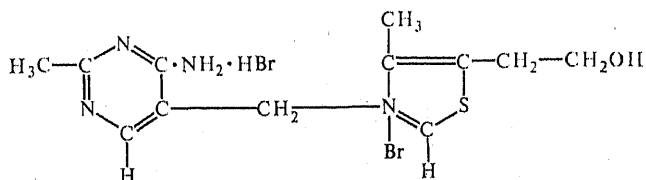
Аденозинтрифосфорная кислота состоит из органического основания аденина (I), углевода рибозы (II) и трех остатков фосфорной кислоты (III). Соединение аденина и рибозы называется аденозином. Пирофосфатные группы имеют макроэргические связи, обозначенные знаком  $\sim$ . Разложение одной молекулы АТФ с участием воды сопровождается отщеплением одной молекулы фосфорной кислоты и выделением свободной энергии, равной 33—42 кДж/моль. Все реакции с участием АТФ регулируются ферментными системами.

Ферменты выполняют еще одну очень важную функцию: они защищают организм от ядовитых веществ, угрожающих его нормальной жизнедеятельности. При появлении таких веществ в организме начинают образовываться ферменты, разрушающие их.

### ВИТАМИНЫ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ФЕРМЕНТОВ

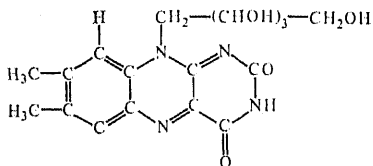
В состав коферментов многих ферментов входят витамины или их производные. Академик Н. Д. Зелинский отмечал, что связь между ферментами и витаминами, очевидно, заключается в том, что витамины являются строительным материалом для ферментов.

Витамины открыл в 1880 г. русский ученый Н. И. Луниг. Они относятся к группе сравнительно низкомолекулярных органических соединений различного химического строения, необходимых для питания человека и животных, а также для нормальной жизнедеятельности растений и микроорганизмов. Многие витамины и их производные, соединяясь с различными веществами, образуют ферменты. Так, при связывании витамина  $B_1$  в виде фосфорного эфира с белком образуется фермент пироватдекарбоксилаза, который расщепляет пировиноградную кислоту  $CH_3COCOON$  на уксусный альдегид и  $CO_2$ .

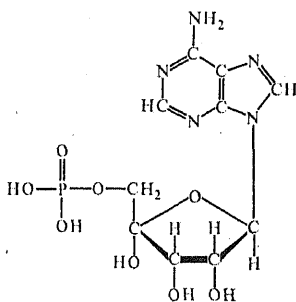


Витамин  $B_1$

Витамин  $B_2$  (рибофлавин) образует с фосфорной кислотой флавиномононуклеотид, который, соединяясь с адениловой кислотой (нуклеотидом аденозинмонофосфатом), дает флавинаденидинуклеотид, в сочетании с различными белками входящий в состав ряда окислительно-восстановительных ферментов.

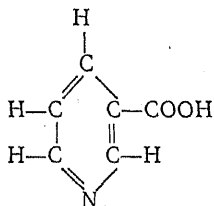


Витамин В<sub>2</sub>



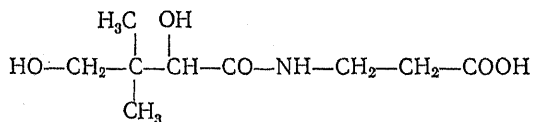
Аденозинмонофосфат

Витамин РР (никотиновая кислота) в виде амида входит в состав окислительно-восстановительных ферментов дегидрогеназ, которые катализируют реакции окисления органических веществ с выделением водорода:



Витамин РР

Пантотеновая кислота является составной частью кофермента А\*, активирующего синтез лимонной кислоты, жирных кислот и стеролов:



Пантотеновая кислота

В состав большого числа двухкомпонентных ферментов входят также фосфорилированные производные витамина В<sub>6</sub> (пиридоксина) — пиридоксальфосфат или фосфопиридоксин.

#### СТРУКТУРНОЕ СООТВЕТСТВИЕ ФЕРМЕНТОВ СУБСТРАТАМ

Катализируя биохимическую реакцию, фермент образует со своим субстратом промежуточное соединение, которое в процессе реакции распадается, и фермент регенерируется. Промежуточ-

\* Название «кофермент А» получил благодаря свойственной ему функции ацетилирования — переноса ацетильного радикала  $\text{CH}_3\text{CO}$ .

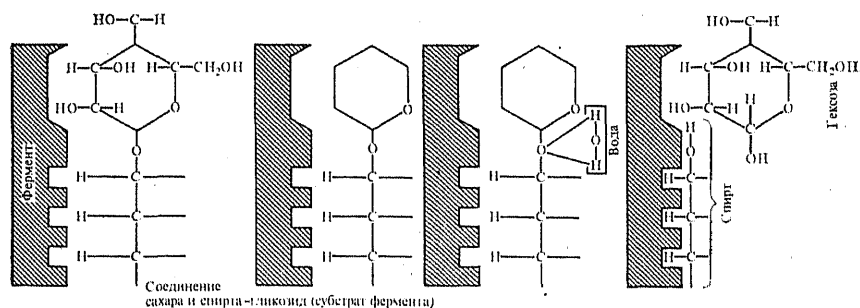


Рис. 7. Схема структурного соответствия фермента субстратам.

ные продукты ряда ферментов хорошо известны и изучены. В частности, установлено структурное соответствие между молекулой субстрата и частью молекулы самого фермента. Оказалось, что атомы в молекуле субстрата и атомы определенных участков ферментов имеют такое расположение, которое лучше способствует реакции, катализируемой ферментом. Молекула субстрата как бы вкладывается в «форму», имеющуюся на поверхности частицы фермента, и испытывает активное воздействие его (рис. 7).

Согласно приведенной схеме молекула фермента должна точно соответствовать молекуле субстрата (превращаемого вещества). Этим и обуславливается четкая специфичность ферментов.

Ферменты как белковые молекулы образуются из аминокислот при участии нуклеиновых кислот. Сначала некоторые ферменты продуцируются в форме неактивных белков, которые превращаются в активные под действием того же фермента или ионов водорода. Считают, что процесс активизации белков заключается в гидролизе пептидных связей с отщеплением или без отщепления свободных пептидных цепей и в образовании активного центра.

Делаются попытки синтезировать искусственные ферменты (модели). Так, В. Лангенбек создал активную модель фермента, который разлагает пирогаллол. Окисление пирогаллола в природе катализируется ферментом, в состав которого входит медь. Ученому удалось найти соединения меди, которые действуют значительно сильнее, чем естественные катализаторы.

Создание искусственных ферментов для практики и раскрытие с их помощью сложных и согласованных биохимических процессов, происходящих в различных организмах,— задачи ближайшего будущего.

Специфическое действие ферментов, направленное на определенные химические связи, — одно из их главных свойств. Например, уреазы разлагает только мочевины, но на ее производные не действует, сукцинатдегидрогеназа оказывает действие только на янтарную кислоту, инвертаза — на сахарозу, амилаза — на крахмал и т. д.

Многие ферменты содержат активную группу, отличающуюся по своей природе от белка. Это может быть или комплексное соединение металла (железо, медь), или органическое вещество. Соединение белка, субстрата и активной группы часто обеспечивается при участии ионов металлов — кальция, магния, марганца, меди и других, которые своим электрическим полем удерживают компоненты реакции в определенном положении и влияют на химические связи субстрата и фермента.

Теория ферментативного катализа основывается на теории гетерогенного и гомогенного катализа. Примером действия катализатора может быть вода. Смесь водорода и хлора взрывается на свету, образуя хлористый водород. Если же тщательно очистить хлор и водород от самых незначительных остатков водяного пара, то реакции не произойдет.

Механизм действия таких катализаторов, как платина, палладий, заключается в том, что на их поверхности концентрируются молекулы реагирующих веществ. В основу теории ферментативной кинетики, развитой Л. Михаэлисом, положено допущение, что фермент и субстрат образуют друг с другом активный короткоживущий комплекс, который способен распадаться на продукты реакции и фермент.

Кинетика каталитического действия фермента определяется главным образом частью молекулы — активным центром; в среднем один центр приходится на 250—500 аминокислотных остатков. Активный центр однокомпонентных ферментов определяется специфическим пространственным размещением нескольких аминокислотных остатков (цистеина, серина, гистидина и др.). В двухкомпонентных ферментах в состав коферментов входят витамины или их производные, атомы металлов. Природа активного центра и взаимное расположение его компонентов определяют специфичность действия ферментов. Согласно современным представлениям, активный центр ферментов состоит из нескольких участков различной полярной или ионной природы, которые находятся в определенном пространственном расположении.

Таким образом, химические группы фермента, благодаря которым он вступает в соединение с субстратом и оказывает каталитическое действие, называются активным центром фермента. Такие группы расположены в различных участках



молекулы фермента и взаимодействуют между собой; они ответственны за каталитическую активность и называются функциональными группами фермента. Нарушение пространственного расположения функциональных групп активного центра при денатурации приводит к инактивации фермента.

Химическая реакция между двумя видами молекул может происходить только тогда, когда молекулы активизированы, т. е. когда они получают дополнительное количество энергии. Катализатор снижает энергию активации, необходимую для осуществления химической реакции, направляет ее как бы «окольным» путем через промежуточные реакции, которые требуют меньшей энергии активации. Например, реакция  $AB \rightarrow A + B$  в присутствии катализатора К проходит так:  $AB + K \rightarrow ABK$  и далее  $ABK \rightarrow BK + A$  и  $BK \rightarrow B + K$ . Для этих промежуточных реакций необходимо намного меньше энергии активации, чем для реакций, происходящих без участия катализатора. Протекают они со значительной скоростью, которая в суммарной реакции  $AB \rightarrow A + B$  также значительно повышается. Так, при гидролизе сахарозы с образованием из нее глюкозы и фруктозы без катализатора необходимо 134 кДж на грамм-молекулу; если же реакция катализируется ионами водорода, то энергия активации снижается до 105 кДж, а при катализе сахарозой — до 39 кДж.

Энергия активации субстрата, например сахарозы, под влиянием ферментов снижается вследствие некоторой деформации молекул субстрата, которая происходит при образовании промежуточного комплекса фермент—субстрат. Эта деформация ослабляет внутримолекулярные связи, и молекула становится более способной к определенной реакции. В основе каталитического действия ферментов лежит сильное поляризующее влияние двух или нескольких групп различной природы, входящих в состав активного центра фермента, на реагирующие связи субстрата. К основным факторам, определяющим начальную скорость ферментативной реакции, относятся концентрация ферментов и субстрата, pH, температура и присутствие активаторов или ингибиторов. Для многих ферментов температурный оптимум их действия близок к 37°C.

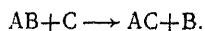
Ряд ферментов активируются в присутствии соединений, содержащих сульфгидрильную группу ( $-SH$ ), например цистеин и глутатион. Ингибиторами многих ферментов являются фтористый натрий, который тормозит ферментативные процессы углеводного обмена, фенилгидразин, угнетающий действие аминофераз, синильная кислота — ингибитор ряда ферментов, которые содержат в активной группе железо (каталаза) или медь (тирозиназа). Кроме того, установлено, что соединение некоторых ферментов с белками протопласта приводит к утрате их активности и, наоборот, высвобождение фермента из соединений с белками восстанавливает его каталитическую активность.

В цитоплазме растительной клетки путем связывания ферментов на пластидах, митохондриях и микросомах изменяется активность и направленность их действия.

Примером химического строения ферментов может служить рибонуклеаза. Первый ферментный белок, первичная структура которого была определена в 1960—1962 гг.,— рибонуклеаза — фермент, катализирующий расщепление рибонуклеиновой кислоты. В 1969 г. осуществлен его химический синтез. Молекулярная масса кристаллической рибонуклеазы равна 13 683. Полипептидная цепь этого фермента состоит из 124 аминокислотных остатков и четырех дисульфидных мостиков, которые, по-видимому, связывают между собой отдельные участки полипептидной цепи рибонуклеазы и поддерживают третичную структуру белка. Концевыми аминокислотами рибонуклеазы являются лизин и валин. Установлено, что каталитическая активность рибонуклеазы зависит главным образом от наличия в ней двух гистидиновых остатков, а молекула фермента свернута таким образом, что эти два аминокислотных остатка — один в начале, другой в конце полипептидной цепи — оказываются в непосредственной близости один от другого. Если блокировать свободную аминогруппу остатка лизина, то также происходит полная потеря каталитической активности фермента. Это свидетельствует о том, что ферментативные свойства рибонуклеазы, а также других ферментов зависят от структуры определенных участков полипептидной цепи и их взаимодействия, т. е. от структуры активного центра фермента.

Известно более 2000 ферментов. Многие из них получены в очищенном виде и около 150 — в кристаллическом. Первый фермент в кристаллическом виде — уреаза — был выделен из бобов сои американским биологом Д. Самнером в 1926 г. Все известные до настоящего времени ферменты являются белковыми веществами. Однако химическое строение их изучено еще недостаточно. Классифицируют ферменты по характеру действия.

В органической химии различают три основных типа химических реакций: замещение, отщепление и присоединение. Из них наиболее распространена реакция замещения, которая происходит по уравнению



В ферментативных процессах преобладают реакции переноса различных групп атомов, которым соответствует уравнение:



В реакциях такого типа одновременно с переносом группы В на D и C на А происходит обмен группами в исходных веществах (в субстрате) — реакции двойного замещения. К ним относятся многочисленные реакции гидролиза или фосфоролиза, в которых осуществляется перенос группы В молекулы субстрата на остаток воды D ( $D=OH$ ) или фосфорной кислоты. Различные реакции переноса или двойного обмена, преобладающие в биохимических процессах, идут с меньшей суммарной затратой энергии, чем простые реакции замещения.

К группе ферментативных реакций переноса атомных группировок относится специфическая и довольно важная группа окислительно-восстановительных реакций. В биохимических процессах встречаются такие же реакции, как и в органической химии, — реакции отщепления и присоединения.

Единицей ( $E$ ) любого фермента называется то количество его, которое при данных условиях катализирует превращение одного микромоля субстрата за 1 мин или одного микроэквивалента затронутых реакцией групп молекул. Определение активности ферментов основывается на начальной скорости реакции, так как вследствие образования ингибирующих продуктов или обратного действия реакции скорость ее заметно снижается. Концентрацию фермента в растворе выражают в единицах активности на 1 мл раствора.

Удельная активность фермента определяется в единицах его на 1 мг белка ( $\frac{\text{моль}}{\text{мин} \cdot \text{мг}}$ ), а молекулярная активность соответствует количеству единиц в одном микромоле фермента, т. е. количеству молекул субстрата, которые превращаются за 1 мин одной молекулой фермента.

Международный биохимический союз рекомендует новую единицу — катал, показывающую количество фермента, которое катализирует превращение 1 моля субстрата в продукт за 1 с.

Если фермент имеет простетическую группу или каталитический (активный) центр, то его каталитическую силу и активность этого центра выражают количеством молекул субстрата, которые превращаются за 1 мин одним каталитическим центром.

Основным уравнением кинетики действия ферментов является уравнение Михаэлиса — Ментен:

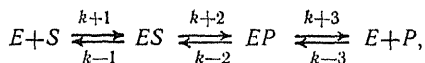
$$v = V \frac{[S]}{K_m + [S]},$$

где  $v$  — скорость ферментативных реакций;  $V$  — максимальная скорость реакции;  $K_m$  — константа Михаэлиса;  $[S]$  — молярная концентрация субстрата.

Максимальная скорость ферментативной реакции достигается при такой концентрации субстрата, при которой весь фермент вступает в реакцию. Константа Михаэлиса численно равна кон-

центрации субстрата, при которой скорость реакции достигает половины максимальной скорости  $V$ ;  $K_m$ , как и концентрацию субстрата, выражают в молях (рис. 8).

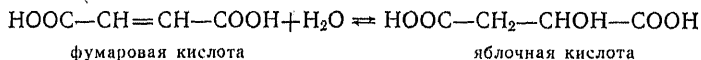
Константы скоростей отдельных промежуточных стадий ферментативной реакции нумеруют, и уравнение со всеми константами скоростей можно записать так:



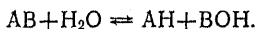
где  $E$  — фермент;  $S$  — субстрат;  $ES$  и  $EP$  — промежуточные соединения фермента с субстратом;  $P$  — конечный продукт;  $k$  — константы скоростей.

На международной конференции химиков в Риге в 1970 г. американский ученый Д. Кошленд предложил гипотезу о действии ферментов. Суть ее заключается в том, что ферменты «выстраивают» наиболее отдаленные от центра атома электроны, которые вращаются вокруг ядра так, что они могут легко связываться с другими атомами. Ферменты, по мнению Кошленда, эффективны потому, что придают атомам молекул определенную ориентацию для соединения или разъединения в реакциях.

Большинство реакций, катализируемых ферментами, обратимы. Например, фумараза катализирует гидратацию фумаровой кислоты до яблочной и наоборот



Согласно теории Д. Холдейна, обратимость действия ферментативных реакций объясняется следующим образом. Соединение АВ гидролизуеться:



При обратной реакции — дегидратации — вещества АН и ВОН должны соединяться с соответствующими центрами  $a$  и  $b$  фермента. Расстояние между ними при гидратации несколько увеличилось, поэтому возникает определенное напряжение между А и В, которые, соединяясь, выталкивают Н и ОН в виде молекулы воды. В большинстве случаев каждая молекула фермента в этот момент взаимодействует с одной молекулой субстрата, катализирует соответствующую химическую реакцию, освобождает продукт, а затем начинает все сначала с другой молекулой субстрата. Этот процесс повторяется миллионы раз до тех пор, пока не будет использован весь запас субстрата или пока молекула фермента не разрушится. Продолжительность действия клеточных ферментов от нескольких дней до нескольких лет. В итоге все они разрушаются протеолитическими ферментами, и аминокислоты, входившие в их состав, могут быть использованы для синтеза других белковых молекул.

Необходимые условия осуществления ферментативного катализа:

высокая степень соответствия и сродства фермента и субстрата, т. е. образование комплекса фермент—субстрат (эффект сближения);

строгая взаимная ориентация субстрата, кофакторов и активного центра фермента (эффект ориентации);

активация субстрата, перераспределение электронной плотности под действием электроактивных групп (эффект поляризации).

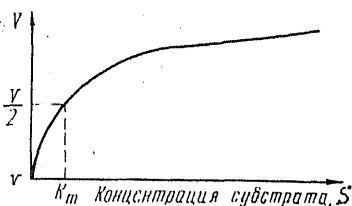


Рис. 8. Зависимость начальной скорости ( $v$ ) ферментативной реакции от концентрации субстрата ( $S$ ).

### КЛАССИФИКАЦИЯ ФЕРМЕНТОВ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

Международным биохимическим союзом в 1961 г. принята новая классификация ферментов, согласно которой ферменты подразделяются на шесть классов:

- 1) оксидоредуктазы — окислительно-восстановительные ферменты;
- 2) трансферазы, катализирующие перенос различных групп;
- 3) гидролазы, катализирующие реакции гидролиза с участием воды;
- 4) лиазы, катализирующие присоединение каких-либо групп по месту двойной связи или, наоборот, отщепление групп с образованием двойной связи;
- 5) изомеразы;
- 6) лигазы (синтеказы), катализирующие образование связей  $C-O$ ,  $C-N$ ,  $C-S$ ,  $C-C$  с потреблением энергии макроэргических связей АТФ.

Название ферментам дают по названию реакции, которую они катализируют, или по названиям субстратов, превращения которых катализируют ферменты, с добавлением к этим названиям в большинстве случаев окончания «аза», например амилаза, сахараза, липаза и т. д.

Каждый из перечисленных классов делится на подклассы и подподклассы в соответствии с особенностями субстратов, превращение которых катализируется данной подгруппой ферментов. В основу международной классификации ферментов положен принцип, устанавливающий тип катализируемой реакции, т. е. катализируемая химическая реакция является тем признаком, который отличает один фермент от другого.

Название соответствующего типа катализируемой реакции в сочетании с названием субстрата является основой названия

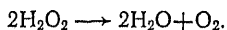
отдельных ферментов. Например: гидролазы эфиров карбоновых кислот, гидролазы гликозидов, пептидгидролазы и т. д.; лигазы аминокислот, лигазы кислотно-тиоловые, лигазы кислотно-аммиачные, лигазы, образующие аминоксил — РНК и др.; оксидоредуктазы, действующие на  $\text{CH—OH}$ -группу доноров; оксидоредуктазы, действующие на  $\text{CHNH}_2$ -группу доноров и т. д.; углерод-углерод-лиазы, углерод-кислород-лиазы, углерод-азот-лиазы и т. д.

**1. Оксидоредуктазы.** К этому классу относятся ферменты, которые катализируют перенос атомов водорода и электронов (процессы дыхания, брожения): дегидрогеназы, каталаза, пероксидазы, оксидазы, липоксигеназа, цитохромная система.

Дегидрогеназы катализируют окислительно-восстановительную реакцию переноса водорода от субстрата  $\text{AH}_2$  к акцептору В:

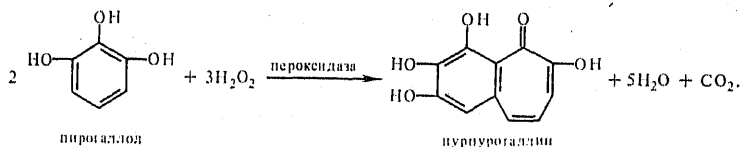


Каталаза — широко распространенный фермент; обнаружен у животных, растений и всех аэробных бактерий. Катализирует реакцию разложения перекиси водорода на воду и молекулярный кислород:



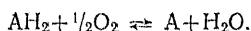
Кристаллическая каталаза содержит 0,09% железа, или четыре атома его на молекулу фермента.

Пероксидазы катализируют окисление различных полифенолов, алифатических и ароматических аминов, а также жирных кислот (пероксидаза жирных кислот), цитохрома (цитохромпероксидаза), глутатиона (глутатионпероксидаза). Реакция окисления осуществляется с помощью перекиси водорода ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) или органической перекиси. С перекисью водорода пероксидаза образует комплексное соединение, в результате перекись активируется и действует как акцептор водорода:



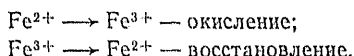
Пероксидазы, выделенные из разных источников, различаются молекулярной массой и субстратной специфичностью. Пероксидаза, полученная из хрена, имеет молекулярную массу 44 100. Кофактором пероксидазы являются ионы марганца. Пероксидазы играют важную роль в дыхании растений. Каталаза и пероксидаза — типичные представители группы ферментов, содержащих железопорфириновые коферменты.

О к с и д а з ы — аэробные дегидрогеназы, для которых акцептором водорода может быть только кислород воздуха:



Липоксигеназа катализирует окисление кислородом воздуха некоторых ненасыщенных высокомолекулярных жирных кислот, сложных эфиров, образуемых этими кислотами, и каротина.

Цитохромная система состоит из ряда цитохромов (*a, b, c, d, f*) и фермента цитохромоксидазы, который активирует молекулярный кислород и окисляет с его помощью восстановленный цитохром. Цитохромы — это протейды, содержащие железо в виде гемажелезопорфиринового комплекса. Они существуют в окисленной и восстановленной формах, которые легко взаимопревращаются. При таких превращениях изменяется валентность железа, содержащегося в цитохромах. При окислении закисная форма железа переходит в окисную:

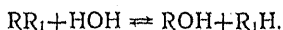


Роль цитохромов в живой клетке заключается в том, что окисленная форма цитохрома отнимает электрон от атомов водорода. Атом водорода отчуждается дегидрогеназой от окисленного субстрата, в результате чего превращается в ион водорода  $H^+$ , а электрон передается молекуле кислорода, который способен реагировать с  $H^+$ , образуя молекулу воды.

2. *Трансферазы* (ферменты переноса) катализируют перенос целых атомных групп (остатков фосфорной кислоты, моносахаридов и аминокислот, аминных или метильных групп и т. д.) от одного соединения к другому. Например, а м и н о ф е р а з ы:  $HOOCCH_2CHNH_2COOH + CH_3COSOON \rightleftharpoons CH_3CHNH_2COOH + HOOCCH_2COSOON$ ; ф о с ф о ф е р а з ы:  $АТФ + \text{глюкоза} \rightleftharpoons АДФ + \text{глюкозо-6-фосфат}$ .

Г л и к о з и л т р а н с ф е р а з ы — ферменты, катализирующие перенос остатков моносахаридов. К ним относятся и ф о с ф о р и л а з ы, которые обеспечивают перенос гликозильного остатка на фосфорную кислоту.

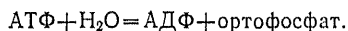
3. *Гидролазы* катализируют расщепление сложных органических соединений на более простые с присоединением воды. Подобное расщепление называют гидролизом. Гидролазы катализируют реакции, которые можно выразить общим уравнением



Класс гидролаз подразделяется на девять подклассов. Главнейшие представители этого класса: л и п а з а — фермент, катализирующий гидролиз жиров; п е к т и н - э с т е р а з а, или п е к т а з а, катализирует расщепление растворимого пектина на ме-

тиловый спирт и полигалактуроновую кислоту;  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилаза — расщепляют крахмал до декстринов и мальтозы; фруктофуранозидаза (инвертаза, или сахараза) — расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу; целлюлаза — гидролизует целлюлозу до целлобиозы и глюкозы; протеолитические ферменты (протеазы) — катализируют гидролиз пептидов и белков.

Фермент АТФ-аза (аденозинтрифосфатаза), систематическое название — АТФ-фосфогидролаза (3.6.1.3)\*, катализирует реакцию

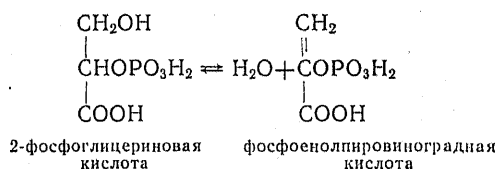


АТФ-азная активность стимулируется ионами  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ . Существует несколько форм АТФ-аз.

Фосфатазы — ферменты, катализирующие расщепление сложных эфиров фосфорной кислоты. Содержатся в различных тканях и клетках, гидролизуют моно- и диэфиры фосфорной кислоты. Фосфатазы различаются по оптимальной для их действия рН среды: щелочные (рН около 9), нейтральные (рН 5—6) и кислые (рН 3—4).

4. *Лиазы*. К этому классу принадлежат ферменты, катализирующие реакции негидролитического отщепления каких-либо групп от субстрата (или присоединение к нему). Они обуславливают отщепление групп с образованием двойных связей или присоединение их по месту двойной связи молекулы.

К лиазам относятся энолазы, которые превращают 2-фосфоглицериновую кислоту в фосфоенолпировиноградную:



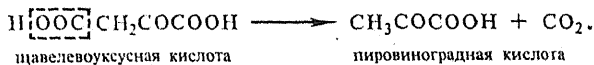
Рибулозодифосфаткарбоксилаза (оксигеназа) — важнейший фермент фотосинтеза и фотодыхания, выделен из листьев шпината. Молекулярная масса 550 000. Фермент (сокращенно РДФК) состоит из 16 субъединиц: 8 больших субъединиц синтезируются в хлоропласте и образуют активный центр, а 8 малых единиц — в цитоплазме. Содержание РДФК в листьях очень высокое — 16% общего количества белка в них.

Оксигеназная функция РДФК открыта в 1971 г. При оксигеназной реакции (рН 8 и выше) рибулозо-1,5-дифосфат расщепляется на фосфогликолат и 3-фосфоглицериновую кислоту.

\* См. с. 83.

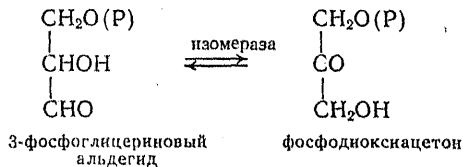


Декарбоксилаза, катализирующая декарбоксилирование, расщепление с выделением  $\text{CO}_2$ :

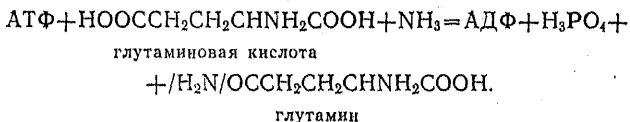


Альдолазы вызывают распад фруктозодифосфата на фосфодиоксиацетон и фосфоглицериновый альдегид (дыхание).

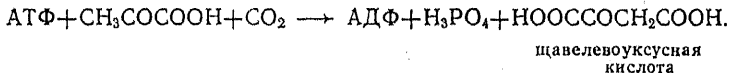
5. **Изомеразы** катализируют реакции изомеризации различных органических соединений, которые играют важную роль в обмене веществ:



6. *Лигазы* (синтетазы) катализируют соединение двух молекул с потреблением энергии макроэргических связей АТФ:



Эту реакцию катализирует фермент глутаминсинте-  
таза. Под влиянием фермента пируваткарбоксилазы происходит  
реакция:



Для всех ферментов установлен цифровой четырехзначный шифр. Первая цифра указывает, к какому из шести классов принадлежит фермент; второй цифрой обозначается подкласс; третьей — подподкласс и четвертой — порядковый номер фермента в данном подподклассе. Например, шифр 3.1.1.14 обозначает: класс третий — гидролазы; подкласс первый — действует на сложноэфирные связи; подподкласс первый — гидролазы эфиров карбоновых кислот, цифра 14 соответствует систематическому названию фермента хлорофиллидогидролаза хлорофиллов (хлорофиллаза), который катализирует реакцию:  $\text{хлорофилл} + \text{H}_2\text{O} = \text{фитол} + \text{хлорофиллид}$ .

## ИЗОФЕРМЕНТЫ

Уже давно было замечено, что ферменты, катализирующие одну и ту же химическую реакцию, имеют одинаковую субстратную специфичность, но, будучи полученными из разных органов и

тканей, различаются по своим свойствам. В 50-х гг. нашего столетия О. Варбург показал, что альдозазы (из класса лиаз), которые были выделены из дрожжей и животных тканей, обладают разными свойствами:  $\alpha$ -амилазы из слюны и поджелудочной железы человека идентичны, но различаются растворимостью, оптимумом pH и другими свойствами. Методом электрофореза на крахмальном геле были обнаружены также множественные формы пероксидаз в зерне злаковых растений.

Следовательно, ферменты, катализирующие одну и ту же реакцию в разных тканях, могут иметь определенную органо-специфичность. Почти каждый фермент, ускоряющий определенную реакцию, может быть одновременно представлен в клетке несколькими разными по своей природе белками-ферментами. Их можно отделить друг от друга с помощью электрофореза, фракционирования растворами солей и т. д.

Разнообразные молекулярные формы фермента данного организма, катализирующие одну и ту же реакцию, но различающиеся по своим физическим и химическим свойствам, называются **изоферментами** (**изоэнзимами**). Ферментов, множественность молекулярных форм которых известна, около 50. Обнаружены изоферменты алкогольдегидрогеназы, пероксидазы, каталазы, амилазы, инвертазы и т. д.

Считают, что синтез каждого изоэнзима контролируется отдельным структурным геном. Со сменой дифференциации и специализации клеток изменяется и относительная активность генов. При этом в каждой ткани образуется свойственный ей набор изоэнзимов, т. е. белков с разной первичной структурой данного фермента. По-видимому, наличие в клетке нескольких изоферментов, катализирующих одну и ту же реакцию, но различающихся по ряду свойств, способствует приспособляемости растительного организма к условиям существования.

### **КОНСТИТУТИВНЫЕ И АДАПТИВНЫЕ ФЕРМЕНТЫ**

Различные ферменты содержатся в клетке в неодинаковых количествах. Чем меньше размеры клетки, тем меньше в ней молекул данного фермента. Ферменты, которые тесно связаны с основными путями обмена, т. е. с химическими реакциями, происходящими непрерывно, содержатся обычно в растениях в сравнительно высоких концентрациях, а ферменты, которые принимают участие в метаболических процессах второстепенного значения или в эпизодических реакциях, — в относительно малых количествах. Для многих основных серий реакций необходимо определенное молекулярное соотношение между отдельными ферментами, катализирующими каждую из реакций. Поэтому такие ферменты имеются в клетках всегда или в одинаковых, или в кратных концентрациях (1:1, 1:2, 1:3 и т. д.). Молекул

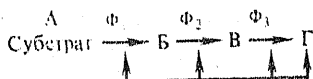
какого-либо фермента, катализирующего основную реакцию, может быть в клетке тысячи, тогда как молекул фермента, который катализирует реакцию, находящуюся в стороне от основных направлений метаболизма, — не более нескольких сотен.

В клетках имеются две категории ферментов. Первая — конститутивные ферменты. Это обязательные компоненты растительной клетки. Вторая категория ферментов — адаптивные, которые или синтезируются заново, или образование их резко усиливается вследствие адаптации растительного организма к условиям окружающей среды. Адаптивные ферменты называют также индуцированными, потому что к ним принадлежат и такие, образование которых у одного организма может быть вызвано или значительно ускорено тем или иным веществом. Нитратредуктаза и гидроксиламинредуктаза в растениях — индуцированные ферменты, их синтез значительно усиливается при введении в ткани растений соответственно нитрата или гидроксилamina. К индуцированным ферментам относится также пенициллиназа — очень активный фермент, свойствен устойчивому к пенициллину штамму бактерий, быстро расщепляет пенициллин и, следовательно, делает его неактивным.

Некоторые вещества не индуцируют образование ферментов, а ингибируют его. Ферменты, синтез которых угнетается теми или иными соединениями, называют репрессированными. Типичным соединением, неспецифично подавляющим синтез ферментов, является глюкоза. Она угнетает образование микроорганизмами ряда ферментов, например  $\alpha$ -амилазы и триптофаназы — фермента, который катализирует расщепление аминокислоты триптофана.

Однако существуют более специфические виды репрессии синтеза ферментов. Конечный продукт ферментативной реакции может репрессировать образование фермента, который катализирует данную реакцию. В качестве примера можно назвать хорошо исследованный фермент триптофансинтетаза, который репрессирован конечным продуктом реакции — триптофаном.

Реакция типа  $\text{индол} + \text{серин} \xrightarrow{\text{триптофансинтетаза}} \text{триптофан}$  называется механизмом обратной связи. В цепи ферментативных реакций



конечный продукт (Г) ингибирует синтез, действуя на активный центр ферментов ( $\Phi_1$ ,  $\Phi_2$ ,  $\Phi_3$ ), которые катализируют отдельные этапы его образования.

Конечный или промежуточный продукт ферментативной реакции может влиять на фермент как регулятор, но не на ак-

тивный центр, а на аллостерический участок (от греч. allos — другой, stereos — структурный, пространственный), вызывая конформационные (структурные) изменения фермента. Взаимодействие аллостерического участка молекулы фермента и его активного центра называется аллостерическим взаимодействием, а ферменты называются аллостерическими.

Таким образом, живой организм способен к саморегуляции, которая осуществляется двумя путями: регулированием синтеза ферментов и регулированием его активности.

Интересны так называемые иммобилизованные ферменты, которые связываются каким-либо носителем, образуя с ним нерастворимый комплекс.

При подборе соответствующего носителя можно получить иммобилизованный фермент с высокой активностью, устойчивый к денатурирующим агентам. Так, фермент химотрипсин класса гидролаз содержится в секрете поджелудочной железы животных и человека. Он расщепляет белки и пептиды. Прикрепленный химически ковалентной связью к капроновой нити, обладающей механической упругостью, приобретает высокую активность. Растягивая капроновую нить, можно регулировать активность фермента в широких пределах. Свойства фермента при этом изменяются: в несколько раз повышаются его стабильность, устойчивость к воздействию высоких температур. Стало возможным регулировать активность фермента, меняя свойства окружающей среды. Так, при добавлении к субстрату NaCl, которая увеличивает ионную силу раствора, активность фермента повышается в 2—3 раза.

Иммобилизованные ферменты представляют значительный интерес для биохимических исследований, пищевой промышленности и медицины.

#### **ОСОБЕННОСТИ ДЕЙСТВИЯ ФЕРМЕНТОВ В ЖИВОЙ ТКАНИ РАСТЕНИЯ**

Широкие исследования действия ферментов в организмах были начаты в 1935 г. А. И. Опариним, Н. М. Сисакином и другими учеными в Институте биохимии АН СССР. Эти работы дали начало новому направлению — биохимии ферментов.

Советские ученые открыли ранее неизвестные закономерности действия ферментов в живых организмах. Это дало возможность понять многие особенности обмена веществ, ассимиляции и диссимиляции, выяснить внутренние биохимические закономерности, взаимодействие растений со средой и создать новую отрасль биохимии — функциональную биохимию растений.

Исследованиями установлено, что в семенах, которые находятся в состоянии покоя, ферментов немного. Во время прора-

стания количество их увеличивается, достигает определенного максимума и затем вновь уменьшается. Так, в прорастающих семенах пшеницы содержание каталазы достигает максимума на 3—4-й день, наибольшее количество всех ферментов наблюдается на 6—8-й день; в прорастающих семенах подсолнечника активность всех ферментов достигает максимума на 6—7-й день. В процессе созревания семени, как и при прорастании, содержание ферментов в нем сначала увеличивается, достигает определенного максимума и затем уменьшается. В созревших семенах фермент находится в зимогенном, или неактивном, состоянии.

В процессе развития сахарной свеклы наблюдается равномерное снижение активности инвертазы в хлоропластах листьев. По мере их старения количество ферментов в пластидах уменьшается, но активность инвертазы корней резко возрастает. Очевидно, это явление связано с переходом ферментов из структур пластид на другие клеточные элементы и структуры. Одновременно с перераспределением ферментов в растении происходит и их новообразование. Следовательно, наряду с обменом пластическими веществами между отдельными органами растений осуществляется также и обмен ферментами. Известно много экспериментальных данных, которые свидетельствуют о том, что в ходе жизнедеятельности под влиянием изменяющихся условий ферменты образуются, изменяются, а затем утрачивают свои каталитические свойства.

Функции зеленых пластид обуславливаются разнообразием ферментных систем, содержащихся в них. По данным Н. М. Сисакяна, ферменты в пластидах находятся в связанном с протеидами состоянии. Для освобождения их необходим разрыв связи ферментов с протеидным комплексом пластид. Природа этих связей неодинакова у разных ферментов, и, что очень важно, они подвержены закономерным изменениям в зависимости от физиологического состояния организма. На направленность и активность действия ферментов влияют такие факторы, как обезвоживание, охлаждение, увеличение осмотической концентрации, изменения рН, автолиз и др. Например, инвертаза закреплена на протеидном комплексе пластид минимум двумя типами связей, причем значительное количество ферментов связано с пластидами непрочно, а остальные — более прочно. Нарушение периода покоя сахарной свеклы, содержащей инвертазу, этиоляция и замораживание растений способствуют образованию непрочных связей ферментов с протеидным комплексом пластид, а процесс фотосинтеза — наоборот, прочных.

Биохимическая активность пластид коренным образом изменяется с изменением их морфологической структуры, возникающей под влиянием тех или иных факторов, что определяет и активность ферментов. В связи с этим довольно интересны данные о ферментативных особенностях митохондрий, которые, как

и пластиды, содержат большое количество разнообразных ферментов. В митохондриях сосредоточены ферментные системы, при участии которых происходят превращения различных веществ. Существует определенная взаимная обусловленность между формой и функцией, между структурами и их динамической активностью. В процессе развития растений и взаимодействия растительного организма со средой способность ткани к адсорбции ферментов может изменяться сравнительно легко.

Таким образом, биокатализаторы-ферменты возникают в процессе развития растительного организма, обеспечивают адаптацию его к внешним условиям и обуславливают связь между внутренней и внешней средой.

При обезвоживании растительных тканей изменяется направленность действия ферментов в сторону гидролиза и задерживаются все синтетические процессы. Поэтому понятно, что засуха вызывает задержку роста растений. Ростовые процессы некоторое время угнетаются и после возобновления нормальной обводненности тканей, так как изменение направленности ферментов на синтетическую деятельность происходит не сразу. Засухоустойчивые сорта сельскохозяйственных культур даже в условиях значительного водного дефицита характеризуются синтетической направленностью работы ферментов, тогда как у менее засухоустойчивых сортов преобладает гидролитическая направленность.

Одним из показателей иммунности растительных тканей является активность окислительных ферментов, например пероксидазы. При повышении активности окислительных ферментов растения-хозяина активность гидролитических ферментов мицелия гриба-паразита будет угнетаться. Кроме того, окислительные ферменты способствуют окислению токсинов, выделяющихся микроорганизмами-паразитами, и активируют процессы окисления фенолов до хинонов, создавая тем самым в тканях растения химический «барьер» против паразитов. Все это свидетельствует о большом физиологическом значении ферментов в жизни растений.

### **КЛЕТКА КАК ЦЕЛОСТНАЯ ЖИВАЯ СИСТЕМА**

Клетка — это мельчайшая единица жизни, которая характеризуется определенным типом обмена веществ, самостоятельным энергетическим циклом и способностью к саморегуляции, саморазвитию на основе взаимосвязи ее компонентов и взаимодействия с внешними условиями. Клетка является открытой термодинамической системой, которая может существовать при сопряженности (сочетании) потока веществ, потока энергии, являющейся мерой движения материи, и потока информации. Такое биотическое триединство составляет динамическую основу жизни.

Понятие информации отражает взаимосвязи в природе, организме, клетке, состояние различных частей функционирующего организма. Информация тесно связана с другим всеобщим атрибутом материи — отражением. В соответствии с материалистической теорией познания любое отражение несет в себе информацию об объекте отражения. Наблюдаемая направленность процессов и реакций в клетке может служить основой количественного выражения потока информации. Высокая активность органелл клетки связана с их строением и химическим состоянием. Каждая группа выполняет свои функции на основе непрерывного взаимодействия со всеми другими физиологически активными центрами клетки.

Основой дифференциации метаболических процессов в клетке является компартментация. В протопласте существуют дифференцированные специализированные участки, различающиеся по степени активности содержащихся в них химических метаболитов и ферментов, которые регулируют их превращения. Эти участки, или отсеки, называются компартментами. Клеточные мембраны выполняют функцию расчленения биохимических процессов, разделения их между различными компонентами протопласта и пространственного размещения в объеме клетки фондов метаболитов и ферментов, т. е. обуславливают явление компартментации.

Характерная особенность компартментированных метаболитов и ферментов — их подвижность, что достигается включением метаболитов в везикулы и мелкие вакуоли и концентрацией их в трубочках эндоплазматического ретикулума и других трубчатых структурах. Это способствует отводу ассимилятов из хлоропластов без их соприкосновения со стромой цитоплазмы.

В растительной клетке имеется три основных компартмента: свободное пространство (СП), цитоплазма и вакуоль.

В листовых пластинках сахарной свеклы часть сахаров (20—30%) компартментирована в СП и легко вымывается наружу при споласкивании тканей водой (в течение 30 мин) и не контролируется клеточными мембранами.

В СП находятся сахара, глюкоза и фруктоза в соотношениях, близких к тем, которые свойственны данным клеткам. В цитоплазме в сферосомах происходит синтез жиров, в транслосомах — образование и накопление производных фенолов, в центральной вакуоли часто накапливаются вещества вторичного происхождения (органические кислоты, алкалоиды и др.) и т. д. В цитоплазме находятся многочисленные клеточные органеллы, каждая из которых окружена своей мембраной, и даже частицы, лишенные мембраны (например, рибосомы), могут играть роль своеобразных реакционных отсеков.

Следовательно, цитоплазма состоит из многих отсеков, или компартментов, в которых локализованы различные процессы

и в то же время осуществляется их взаимодействие. Следует указать, что исключительно сложная пространственная организация цитоплазмы обеспечивает поразительную биохимическую активность клетки в целом.

Важна также взаимная координация процессов, реакций, накопления и выделения веществ и энергии клеткой. Между макромолекулами, входящими в состав клетки, существует четкое распределение функций. Нуклеиновые кислоты играют роль хранителя и передатчика наследственной информации (ДНК) и посредника ее реализации (РНК). Белки выполняют функции рабочих механизмов — это ферменты, которые входят в состав клеточных структур и многих активных соединений.

Известно, что генетические возможности клетки зафиксированы в молекулярной структуре ДНК, но реализация их зависит от внешних условий среды и весьма чувствительных специальных белков, которые способны воспринимать информацию из внешней среды и управлять деятельностью клетки; изменения же, которые осуществляются в организме и наследуются, происходят вследствие изменений в структуре ДНК.

Основной механизм регуляции внутриклеточных процессов связан с влиянием на ферменты разнообразных факторов. Это может осуществляться на генетическом уровне, если определяется состав ферментов или количество того или иного фермента в клетке.

Второй тип регуляции — влияние на сам фермент, в результате чего его активность стимулируется или ингибируется.

Может быть структурный уровень регуляции — влияние на образование и сборку клеточных структур (мембран, хлоропластов, рибосом, митохондрий и пр.).

Конкретными регуляторами внутриклеточных процессов могут служить фитогормоны, которые вырабатываются данными клетками или окружающими их другими клетками, или сами продукты реакций по принципу обратной связи (аллостерический эффект). Регуляция может осуществляться также путем транспорта в клетку продуктов метаболизма и их предшественников, ионов, путем изменения формы регулируемого фермента (конформаций).

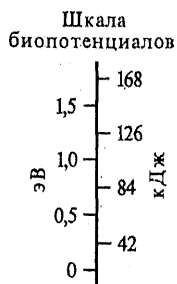
Таким образом, метаболизм клетки включает многочисленные физические и химические реакции, объединенные в пространстве и во времени в единое упорядоченное целое. Большую роль в этом играют высокоэффективные механизмы регуляции, молекулярная ультраструктура клетки и пространственная организация (компартиментация) в виде микроскопических и субмикроскопических отсеков с локализованными в них определенными ферментными системами, в которых реализуются соответствующие пути обмена веществ и энергии.



## БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ И ТОКИ В КЛЕТКЕ

Одна из главных функций протоплазматических структур клетки, возможно, заключается в создании в водном субстрате специфических структур, обеспечивающих прохождение так называемых электродных реакций, при которых отнимаются или присоединяются электроны. Происходящие в клетке химические реакции и движение заряженных частиц обуславливают взаимопревращение химической энергии.

В клетках растительного организма электроны достигают наивысшего биопотенциала в результате поглощения фотонов. С этого высокого энергетического уровня в различных процессах и реакциях электроны опускаются на самый низкий энергетический уровень — уровень воды, отдавая энергию на различные процессы жизнедеятельности. Электрические потенциалы, которые возникают в отдельных клетках и тканях, являются важнейшими компонентами в процессах возбуждения и торможения. Энергетические изменения, сопровождающие процессы жизнедеятельности, характеризуются небольшими величинами — меньше 1,5 эВ (1 эВ = 97 кДж).



Энергия, отдаваемая электронами, не может откладываться «в запас», она превращается в химическую энергию высокоэнергетических фосфатных связей аденозинтрифосфата (АТФ) в окислительно-восстановительных реакциях. В свою очередь, АТФ не может накапливаться в больших количествах, иначе будет повышаться осмотическое давление, поэтому энергия переводится в такую форму, в которой возможно ее запасание в больших количествах, а именно АТФ используется для синтеза жиров и углеводов.

Превращение световой энергии в химическую энергию АТФ происходит в мембранах хлоропластов, энергия же биологического окисления превращается в митохондриях также в химическую энергию макроэнергетических связей в молекуле АТФ. Окислительно-восстановительные потенциалы, или редокс-потенциалы, являются мерой соответствующего количества электрической

энергия электронов, которая воспринимается или отдается определенными типами молекул. В общем виде эту реакцию можно записать так: окисленная форма  $+ne \rightleftharpoons$  восстановленная форма.

В живых клетках постоянно происходит активный транспорт ионов, требующий расхода энергии, специальных ферментов и, возможно, переносчиков. Благодаря активному избирательному переносу в клетку одних ионов, связыванию их компонентами клетки и выделению из нее других ионов образуется разница концентраций ионов в клетке и в окружающей среде. Многие ионы необходимы как активаторы внутриклеточных синтезов и как стабилизаторы структуры органоидов. Обратимые изменения соотношения ионов в клетке и среде лежат в основе биоэлектрической активности клетки — одного из важнейших факторов передачи сигналов от одной клетки к другой.

Таким образом, деятельность растительной клетки неразрывно связана с генерированием ею электрических потенциалов. С внешней стороны клетка всегда заряжена положительно относительно внутреннего содержимого, и разница потенциалов равняется 0,5—1 В.

### **ПОГЛОЩЕНИЕ И ВЫДЕЛЕНИЕ ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ КЛЕТКОЙ**

В живой растительной клетке всегда поддерживается определенное соотношение воды, солей и органических соединений, регулирующееся обменом веществ с окружающей средой, без которого жизнь невозможна. Через полупроницаемые поверхностные слои протопласта в клетку легко проникают вода и растворенные в ней вещества, в том числе в клеточный сок. Без этого невозможны поступление в клетку питательных веществ извне и передвижение их из одной клетки в другую, а следовательно, существование и самого растения. Способность цитоплазмы пропускать сквозь себя определенные вещества получила название *проницаемости цитоплазмы*.

Поступление питательных веществ в клетки — результат активного процесса поглощения, который подчинен законам диффузии. Но не все можно объяснить диффузией. На поступление растворенных веществ в клетку, проницаемость цитоплазмы влияют снабжение тканей кислородом, температура, наличие органических веществ, содержание солей в клетках, а также свойства и концентрация растворенных веществ в окружающем субстрате. Особенно хорошо это наблюдается на проницаемости слоев цитоплазмы — плазмалеммы и тонопласта. Полная потеря цитоплазмой способности регулировать передвижение растворенных веществ служит показателем ее гибели.

Рассмотренные ранее свойства живой цитоплазмы свидетельствуют о том, что проницаемость ее и поступление ионов и мо-

лекул в клетку — это активный процесс обмена веществ. Под влиянием растворов солей одновалентных металлов (Na, K) проницаемость цитоплазмы значительно увеличивается, а под влиянием растворов солей двухвалентных металлов (Ca), наоборот, уменьшается. Изменения проницаемости цитоплазмы можно избежать введением в раствор иной соли. Это так называемый антагонизм одно- и двухвалентных ионов.

Таким образом, поддержание проницаемости цитоплазмы на определенном уровне связано с сохранением баланса между ионами, содержащимися в окружающих клетку растворах и в самой цитоплазме, их соотношение определяет степень ее вязкости. Следовательно, проницаемость цитоплазмы зависит от ряда условий, а именно: характера самих веществ, которые содержатся в клетке, соотношения различных ионов минеральных соединений, температуры и других внешних факторов.

Советские ученые (Д. Н. Насонов, В. Я. Александров, И. Е. Камнев и др.) разработали фазовую теорию распределения веществ между клетками и средой. Согласно этой теории, цитоплазма является системой коацерватов, содержащих связанную воду. Последняя отличается меньшей растворяющей способностью и обеспечивает несмешиваемость цитоплазмы с обычной водной средой, поэтому цитоплазма по отношению к среде является особой фазой. Согласно теории, распределение веществ между клеткой и средой определяется растворимостью веществ в цитоплазме, адсорбцией их на цитоплазматических структурах и изменениями, происходящими в процессе жизнедеятельности клетки. Физиологические изменения в клетках (возбуждение, торможение) изменяют адсорбционную способность цитоплазмы и количество связанной воды в ней, а это, в свою очередь, влияет на проницаемость цитоплазмы.

Поступление отдельных веществ в клетку также обуславливается их свойствами. Чем больше гидроксильных групп имеет вещество, тем медленнее оно проникает в цитоплазму. Так, слабее этилового спирта  $C_2H_5OH$  поступает этиленгликоль  $C_2H_4(OH)_2$ , хуже — глицерин  $C_3H_5(OH)_3$ , еще хуже — маннит  $C_6H_8(OH)_6$ . Карбоксильные группы и аминогруппы также задерживают проникновение веществ, метиловые и этиловые радикалы, наоборот, способствуют поступлению их в цитоплазму. Следовательно, поступление веществ обуславливается строением молекулы, а не ее размером и молекулярной массой, как это считали раньше. Важен также тот факт, что диссоциированные ионы, которые имеют отрицательный или положительный заряд, хуже проникают в цитоплазму, чем недиссоциированные молекулы, которые преимущественно бывают нейтральными.

Все органические вещества можно разделить на две группы: неполярные, у которых совпадают центры электрических зарядов, и полярные, у которых центры электрических за-

рядов не совпадают. У неполярных соединений преобладают группы  $-\text{CH}_3$ ,  $-\text{C}_2\text{H}_5$ ,  $-\text{C}_4\text{H}_9$ ,  $-\text{C}_6\text{H}_6$ , у полярных  $-\text{OH}$ ,  $-\text{COOH}$ ,  $-\text{NH}_2$ ,  $-\text{CONH}_2$ ,  $-\text{SH}$ ,  $-\text{NCS}$ , а также группы, имеющие двойные и тройные связи. Известны и соединения смешанного типа, которые одновременно полярны и неполярны. Такие соединения легко адсорбируются, например наркотики. Неполярными соединениями являются липиды, которые вместе с другими веществами входят в состав цитоплазмы. К полярным веществам относятся глюкоза, мочевины, глицерин, не растворяющиеся в липидах, но легко проникающие в клетку. Поступают ионы в клетку путем пассивного неметаболического поглощения в результате диффузии по градиенту концентрации соответственно кривой насыщения и путем метаболической (активной) абсорбции. Плазматические мембраны хорошо пропускают воду и малопроницаемы для ионов, которые поглощаются и против градиента концентрации. Так, концентрация  $\text{K}^+$  в вакуоли бывает в 100 и более раз выше, чем в почве.

Пассивное передвижение ионов, которое возникает на мембранах клетки в результате разности электрохимических потенциалов, определяется уравнением

$$\bar{\mu} = \mu + nF\varphi,$$

где  $\mu$  — химический потенциал,  $\varphi$  — электрический,  $\bar{\mu}$  — электрохимический потенциал;  $n$  — валентность иона;  $F$  — константа Фарадея (Э. Либберт).

Неметаболическое поглощение — обратимый процесс. Так, при переносе корневой системы растения из питательного раствора в воду в ней можно обнаружить часть элементов, диффундировавших в клеточные стенки и межклетники.

Метаболическое (активное) поглощение в отличие от неметаболического происходит медленно, поглощенные ионы быстро вовлекаются в обмен веществ и подвергаются превращениям:

$\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{SO}_4^{2-} \rightarrow$  аминокислоты;  $\text{PO}_4^{3-} \rightarrow$  АТФ, Са и Mg  $\rightarrow$  фитин; Fe  $\rightarrow$  порфирины.

Метаболическое поглощение избирательно по отношению к различным ионам. Кроме того, процесс поглощения ионов требует затраты энергии и сопровождается повышением интенсивности дыхания.

Таким образом, поглощение веществ, элементов питания — сложный процесс, и осуществляется он при участии физико-химических и метаболических сил. Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что единого механизма поглощения веществ, очевидно, нет. Возможно существование ряда одновременно функционирующих механизмов поглощения веществ.

Поступление веществ в клетку, в цитоплазму происходит путем поверхностных адсорбционных процессов, диффузии, активного переноса и пиноцитоза. В общем виде адсорбция определяется концентрацией молекул растворенного вещества на

поверхности раздела фаз, которые имеют поверхностную активность. Различают физическую, или неполярную, адсорбцию (действуют силы Ван дер Ваальса), полярную (адсорбция электролитов или ионов) и хемосорбцию (вследствие химических реакций).

Передвижение диспергированных веществ из одной части системы в другую называется диффузией (от лат. *diffusio* — распространение, растекание). Растворенные в воде вещества рассеяны среди молекул растворителя, теряют силы сцепления друг с другом и находятся в непрерывном движении подобно движению частиц газа. Частицы растворенного вещества равномерно распределяются в доступном для них пространстве. Чем меньше частицы молекулы вещества, тем быстрее они распространяются в массе растворителя; крупные частицы веществ коллоидного характера передвигаются в десятки раз медленнее, чем молекулы кристаллоидов. Отсюда вытекает и основной закон: скорость диффузии обратно пропорциональна размеру частиц.

Диффузия — не хаотическое, а направленное движение молекул, которое обусловлено влиянием ряда факторов: активностью диффундирующих молекул, градиентом концентрации растворов. Скорость диффузии определяется величиной (массой), химической природой и вязкостью среды.

Различная скорость диффузии ионов через клеточные мембраны — один из физических факторов, влияющих на избирательное проникновение и накопление элементов в растительных клетках. Диффузионное движение отдельных частиц из мест с высокой концентрацией в места с меньшей концентрацией образует диффузионный поток  $j$  (в  $\text{м}^2/\text{с}$ ), который пропорционален градиенту концентрации  $\Delta C$  (уменьшению концентрации на единицу длины  $\Delta x$ ). Эта зависимость подчиняется закону Фика и выражается уравнением

$$j = -D\Delta C/\Delta x,$$

где  $D$  — коэффициент диффузии,  $\text{м}^2/\text{с}$ .

К диффузии способны газы, жидкости и твердые тела. На скорость движения частиц влияют концентрация, вязкость среды, температура и ряд других факторов. Среди электролитов наивысшую способность к диффузии имеют кислоты и щелочи — ионы  $\text{H}$  и  $\text{OH}$ ; соли кислот, диффундирующих с меньшей скоростью, менее подвижны. Сахароза диффундирует медленнее глюкозы, глюкоза медленнее, чем триоза и глицерин. Таким образом, скорость диффузии неэлектролитов обратно пропорциональна массе их молекул. Белки и полисахариды отличаются пониженной способностью к диффузии.

Скорость диффузии любого вещества зависит также от состава и особенностей сопутствующих веществ, содержащихся

в растворе. Так, в присутствии электролитов диффузия органических веществ из водных растворов ускоряется, и, наоборот, в присутствии коллоидов скорость диффузии электролитов значительно уменьшается.

Таким образом, диффузия диспергированных веществ зависит от многих факторов, и прежде всего от активности диффундирующих молекул и градиента концентрации раствора.

Как показали исследования, на небольших участках жидкости молекулы расположены в определенном порядке, обусловленном взаимодействием молекул между собой. Если одна из молекул меняет место, то происходит перегруппировка соседних молекул до тех пор, пока каждая молекула не займет энергетически наиболее выгодное положение. При этом образуются пустоты, и соседние молекулы могут переходить в них.

Активный перенос молекул осуществляется за счет энергии обмена веществ, которая поставляется в виде макроэргических связей (АТФ) при участии АТФ-азы, расщепляющей и освобождающей энергию.

Экспериментально разрабатывается теория клеточных переносчиков (П. Беннет-Кларк, А. Л. Курсанов, У. Стейн и др.). Суть этой теории заключается в том, что ионы, которые поступают из окружающей среды в полупроницаемую зону цитоплазмы, связываются специальными веществами — клеточными переносчиками, выполняющими роль проводников ионов во внутреннюю среду протопласта. К веществам-переносчикам относятся  $\alpha$ -кетоглутаровая кислота ( $\text{HOOC}-\text{COCH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$ ) и другие кетокислоты из цикла Кребса, фосфолипид лецитин. При активном переносе достигаются две цели: 1) вещество может транспортироваться через мембрану, которая для него непроницаема или малопроницаема; 2) вещество может аккумулироваться, т. е. транспортироваться против градиента химического потенциала или градиента концентрации. При этом молекулы-переносчики относятся к транспортируемому веществу так же, как фермент к своему субстрату.

Выдающийся вклад в становление и развитие науки о биологических мембранах внесли советские ученые Ю. А. Овчинников и В. Т. Иванов. Им удалось расшифровать строение и способ действия нового класса природных соединений, так называемых ионофоров — веществ, способных переносить ионы через биологические мембраны. Ионофоры вырабатываются определенными видами микроорганизмов. Известны, например, ионофоры-антибиотики: грамицидин (А, В, С), выделенный из бактерии *Bacillus brevis*, — линейный полипептид, в его состав входят остатки аминокислот валина, орнитина, лейцина, фенилаланина, пролина, для него характерна резко выраженная катионная избирательность; валиномицин — циклический полипептид, подавляет дыхание, обладает высокой избирательностью к ионам  $\text{K}^+$ .

и  $H^+$ . Ионифоры-антибиотики действуют при самых низких концентрациях ( $10^{-11}$ — $10^{-6}$  М) на липидный комплекс мембраны.

Кроме ионифоров-антибиотиков, в клетках высших растений имеются собственные ионифоры, компоненты мембран,— пермеазы (от лат. *permeo* — прохожу, проникаю). Каждая пермеаза участвует в переносе ограниченной группы химически сходных веществ. Биосинтез пермеаз детерминирован определенными генами. Пермеазы называют также транспортными белками, или трансфорами. «Захваченное» клеточным переносчиком вещество попадает в более глубокие слои цитоплазмы и удерживается там веществами, которые акцептируют его.

Гипотезу мембранных переносчиков можно выразить уравнением



где  $M$  — транспортируемый ион;  $R$  — переносчик;  $MR$  — лабильный комплекс переносчиков с ионом.

Вещества-переносчики могут функционировать и в обратном направлении — выносить органические и неорганические соединения из клетки наружу, что приводит, например, к выделению корневой системой органических соединений в окружающую среду.

Клеточные переносчики различны по своей природе. Это определяет их специфическое сродство с той или иной группой соединений, конкурирующих между собой за данный переносчик.

Образованный лабильный комплекс ( $yx$ ) проходит через мембрану к ее поверхности (рис. 9), распадается на свободный ион, взаимодействующий с компонентами мезоплазмы, и свободный переносчик ( $x$ ). Последний снова может образовывать комплекс с соответствующим ионом и т. д. Функции переносчиков могут выполнять и митохондрии.

Аминогруппы органические кислоты переносят в виде аминокислот, ион  $PO_4$  включается в фосфолипиды, нуклеотиды переносятся на сахар. Функционирование переносчиков требует дополнительной энергии, которая генерируется в клетках в процессе дыхания.

Реальной считают гипотезу мембранного переноса веществ в клетке при конформационных перестройках структурных компонентов мембран. Сократительные белки мембран (миозин, актин и актомиозин) также играют определенную роль в процессах переноса веществ в клетках.

В растительных мембранах най-

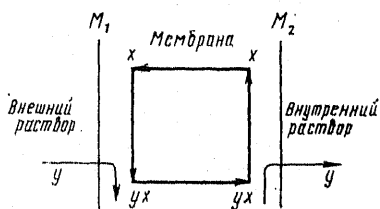
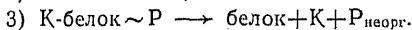
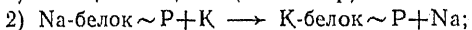
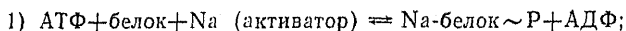


Рис. 9. Схема механизма действия переносчиков.

дены белки, сходные с актомиозином мышц, которым свойственны АТФ-азная активность и способность к сокращению. Перенос осуществляется по схеме:



Поглощение веществ из внешней среды клеткой может осуществляться также (по гипотезе Г. Холтера) путем пиноцитоза. Клетка в результате активного движения цитоплазматической поверхности как бы заглатывает капельки жидкости из раствора. Длительное время пиноцитоз считался присущим только животным клеткам. Однако обнаружены факты проникновения макромолекулярных веществ, в частности рибонуклеаз (РНК-азы — молекулярная масса 137 683), в растительную клетку. Таким образом, возможен перенос в клетку больших молекул без их расщепления путем пиноцитозных инвагинаций на поверхностных мембранах растительной клетки.

Электрически нейтральные молекулы (нуклеиновые кислоты, углеводы) не вызывают пиноцитоза. При добавлении к ним индуктора — полярных молекул ионов металла — появляются пиноцитозные инвагинации. Из органических веществ сильным индуктором пиноцитоза являются белки. Адсорбированные поверхностными мембранами цитоплазмы вещества втягиваются во внутренние слои, где и происходит их взаимодействие с веществом цитоплазмы.

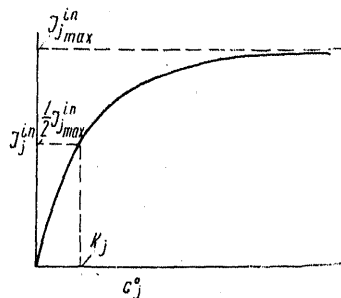
Электронеутральные небольшие молекулы ( $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$ ) свободно диффундируют сквозь всю толщу ткани со скоростью, равной скорости диффузии через эквивалентный слой воды. Было сделано предположение, что в растительной ткани имеется свободное водное пространство, в которое могут диффундировать ионы и молекулы. Они поступают пассивно и достигают концентрации внешнего раствора, 8—10% свободного пространства в корневой системе составляют межклетники клеточной оболочки. Это свободное пространство создает единую гидростатическую систему растений, которая связывает в единое целое все части растения и в значительной мере обуславливает осмотические свойства клетки.

Обычно считают, что клеточная оболочка не мешает взаимодействию цитоплазмы с компонентами внешней среды. Многочисленные исследования показали, что катионы и анионы могут быстро проникать внутрь клетки, не взаимодействуя с клеточной оболочкой. Однако существует и другое бесспорное положение — клеточная оболочка является прекрасным адсорбентом веществ, которые поступают из внешней среды.

Клеточная оболочка в значительной мере пронизана протопластом, содержимое которого изменяется с возрастом клетки.



Рис. 10. Соотношение между внешней концентрацией растворенного вещества и скоростью его притока внутрь клетки (по П. Нобелу).



При этом изменяются структура и химический состав клеточной оболочки. Не вызывает сомнения и то, что в поры оболочки, которые заполнены раствором, вещества из внешней среды проникают вследствие диффузии.

Таким образом, в клеточной оболочке минеральные вещества, поступающие из внешней среды, могут связываться и удерживаться ее структурными элементами, живой цитоплазмой и раствором, имеющимся в порах. Скорость связывания различных изотопов структурными элементами живой цитоплазмы показывает, что этот процесс осуществляется или на поверхности в плазмодесмах, или в порах, которые содержат цитоплазму. Н. Г. Потапов, используя метод дифференциального центрифугирования и радиоактивные изотопы  $^{35}\text{S}$ ,  $^{32}\text{P}$ ,  $^{131}\text{I}$ , выяснил их распределение по структурным элементам клетки. Установлено, что в клеточных оболочках связывается не более 20% серы и фосфора, а йода — 50% всего поглощенного за определенное время вещества.

Скорость активного поглощения вещества клеткой в интервалах низких концентраций пропорциональна внешней его концентрации, затем уменьшается с увеличением концентрации вещества внутри клетки, приближаясь к максимальной или к насыщающей концентрации данного вещества. Соотношение между внешней концентрацией растворенного вещества и скоростью его притока внутрь клетки при активном переносе через мембрану выражают уравнением (по П. Нобелу):

$$j_j^{in} = \frac{C_j^0 J_j^{in, max}}{K_j + C_j^0},$$

где  $J_j^{in}$  — скорость активного поглощения вещества  $j$ ;  $C_j^0$  — внешняя концентрация вещества  $j$ ;  $J_j^{in, max}$  — максимальная скорость активного поступления вещества;  $K_j$  — константа, характеризующая вещество  $j$ .

Эту зависимость можно выразить в виде графика (рис. 10), на котором показано, что, когда внешняя концентрация вещества  $j$  равна  $K_j$ , скорость поступления  $j_j^{in}$  равна половине максимальной скорости поступления  $J_j^{in, max}$ .

Приведенное уравнение по внешнему виду сходно с уравнением, описанным Михаэлисом — Ментен для кинетики действия ферментов. Поступление многих ионов в клетки тканей корня

и другие ткани растения обычно происходит с максимальной скоростью — от 1 до 10 мкм на 1 г сырой массы в час, тогда как константа  $K_1$ , характеризующая вещество, проникающее через мембрану, находится в интервале от 10 до 20 мкм.

Поглощение, транспорт и превращения веществ, движение протопласта связаны с затратой энергии, которая освобождается в процессе дыхания и аккумулируется в веществах, богатых макроэргическими связями. Кроме того, ионы кислоты  $H^+$ ,  $HCO_3^-$ , образующиеся при дыхании, непрерывно поступают в плазмалемму вместо катионов и анионов, которые переходят в более глубокие слои цитоплазмы. Таким образом, процессы адсорбции, десорбции и дыхания тесно связаны между собой.

Установлено, что на целлюлозных элементах оболочки некоторых клеток в состоянии адсорбции находятся биокатализаторы процессов обмена: инвертаза, фосфатаза, аскорбиноксидаза, что свидетельствует о возможном участии клеточной оболочки в переносе веществ. Доказано также, что с помощью АТФ усиливается активация аминокислот. Это необходимо для включения их в протеины.

Однако механизмы, с помощью которых используется энергия для переноса различных веществ через клеточные мембраны и их превращения, еще не изучены.

Итак, проницаемость цитоплазмы, поглощение и выделение веществ обусловлены целым комплексом как внутренних, так и внешних факторов.

Поглощение веществ клетками — относительно избирательный процесс, только определенные вещества подвергаются десорбции со стороны цитоплазмы и выделяются из клетки в окружающую среду. Такая избирательность — одно из важнейших свойств живой материи, которое возникло и закрепилось в процессе развития жизни.

Кутикула листа по своим сорбционным свойствам подобна полупроницаемой катионообменной мембране. Установлено, что при некорневой подкормке питательные вещества довольно легко и быстро проникают в клетки листа. Экспериментальные данные свидетельствуют, что вещества попадают в лист не через устьица, а через кутикулу.

Возможно, что поступление питательных веществ в лист и обмен между клетками происходят через эпидермальные плазмодесмы (протоплазмальные тяжи). Количество таких мельчайших тяжей во внешних стенках одной эпидермальной клетки огромно (8000—10 000). С развитием молодого листа оно увеличивается, а при старении листа уменьшается. Считают, что плазмодесмы могут проходить непосредственно под кутикулой, а внутриклеточные плазмодесмы проникают даже в кутикулу.

## **ВЗАИМОСВЯЗЬ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КЛЕТОК В ТКАНЯХ И ОРГАНАХ ЦЕЛОСТНОГО РАСТЕНИЯ**

Представления об анатомо-физиологической целостности растения основываются на знаниях о единстве дифференциации и интеграции клеточных структур в тканях и органах, многоступенчатой связи структур, функций и процессов, на диалектическом единстве принципов:

ультратонкой клеточной, субклеточной и молекулярной структуры растительного организма и функции клеточных органелл;

обмена веществ и превращения энергии в клетках, тканях и органах;

системы регуляции и координации процессов и функций целостного растительного организма.

Плазмодесмы создают в клетках сеть протоплазматических нитей (тяжей), соединяющих протопласты соседних клеток. Плазмодесмы имеют мембранную структуру, они связаны с мембраной эндоплазматической сети клеток, благодаря чему обеспечиваются передвижение растворенных веществ, обмен веществ между смежными клетками и передача сигналов раздражения протопласта.

Сеть протоплазматических нитей, которая объединяет протопласты всех клеток организма в единое целое, обычно называют симплазмой или симпластом. Непротоплазматическую часть клеток, объединяемую клеточными целлюлозными оболочками и покровными тканями в единую систему клеток, называют апопластом. По апопласту благодаря имеющимся в клеточных оболочках порам и межклетникам может легко передвигаться вода.

Растительному организму присущи концентрационные, энергетические, протонные градиенты и механизмы регуляции обмена веществ и их адаптации к внешним факторам как необходимые условия существования живой системы. Характерной особенностью целостности растительного организма является саморегуляция, саморазвитие и самовоспроизведение на основе внутренних процессов взаимодействия различных частей и активного взаимодействия с внешней средой.

Целостность выражается в дифференциации метамерных органов, противоречивости и расчлененности, интеграции и взаимоотношении частей на разных этапах развития, определяющих гармоничность, т. е. соответствие частей целостного растительного организма.

Самые существенные черты — саморазвитие, или самовоспроизведение, и гармоничность в развитии организма — проявляются в соответствии с унаследованной «программой» индивидуального развития растительного организма.

## Вопросы для самоконтроля

1. Что является основным признаком жизни?
2. Какие новые экспериментальные методы способствовали расширению представлений о структуре и функциях клетки?
3. Какие имеются различия между мембранами разных органелл клетки?
4. Каковы функции внутренних мембран хлоропластов и митохондрий?
5. Какие биополимеры входят в состав живой растительной клетки?
6. Как ферменты ускоряют химические реакции?
7. Какая основная функция вакуолей?
8. Каковы особенности функциональной организации растительной клетки?
9. В каких органеллах и образованиях хранится наследственная информация клетки?
10. Какие соединения называются нуклеозидами, какие нуклеотидами?
11. Чем различаются прокариоты и эукариоты?
12. Каковы структура и функции клеточной (целлюлозной) оболочки?
13. Какова роль аденилатной системы в энергообмене клетки?
14. Почему энтропия увеличивается при переходе вещества в состояние с большей энергией?
15. Почему понятие энтропии важно для понимания явлений жизни?
16. За счет каких процессов происходит увеличение или уменьшение свободной энергии в клетке (организме)?

---

## ВОДООБМЕН У РАСТЕНИЙ

Вода — необходимое условие существования всего живого. Без воды организмы погибают или впадают в состояние анабиоза. Содержание воды в растительных клетках достигает 70—80 и нередко 90 %.

Значение воды в жизненном процессе определяется тем, что она является основной средой в клетке, где осуществляются биохимические процессы. Кроме того, вода, будучи химическим соединением, непосредственно участвует в таких важнейших реакциях, как гидролиз, синтез, окислительно-восстановительные реакции.

Эволюционное развитие и структура живых систем в значительной степени определяются особенностями, свойственными атому углерода — важнейшего элемента в химическом составе организма и молекуле воды.

Вода является субстратом для ассимиляции углерода растением (фотосинтеза) и одним из продуктов процесса дыхания.

В жизни растения вода играет огромную роль. Минеральные питательные вещества почвы поглощаются корнями из растворов. Вода способствует охлаждению растений и предохраняет их от перегрева в жару. Все органы растений содержат много воды, и это обуславливает тургесцентное состояние оболочек клеток, что, в свою очередь, обеспечивает упругость растительных тканей.

Роль воды в организме во многом определяется следующими особенностями: она имеет большую теплопроводность, но более низкую, чем металлы; обладает способностью испаряться при любой температуре, даже ниже 0 °C (в последнем случае испарение происходит медленно); на повышение температуры воды затрачивается значительно большее количество энергии по сравнению с каким-нибудь другим жидким или твердым телом; вода имеет чрезвычайно высокое поверхностное натяжение и уступает только ртути (эта особенность имеет очень большое значение для адсорбционных процессов, а также для передвижения растворов по тканям, для различных биохимических, физико-биохимических процессов, которые происходят в растительных организмах); пропускает лучи видимой части спектра и близкой к ней ультрафиолетовой области, что имеет большое значение

для фотосинтеза; молекула воды обладает резко выраженным свойством полярности. Полярностью молекул  $H_2O$  обусловлено явление гидратации, свойственное большинству химических соединений.

*Диэлектрическая проницаемость воды.* Важной физической характеристикой воды является чрезвычайно высокая диэлектрическая проницаемость, которой обладают вещества, состоящие из молекул с сильно выраженными полярными свойствами. К таким веществам относится и вода. При высокой диэлектрической проницаемости электрические силы между растворенными в воде веществами относительно слабы. Количественные величины электрических эффектов, наблюдаемые в жидкости, можно иллюстрировать следующим примером. Между двумя частицами, имеющими заряды  $Q_1$  и  $Q_2$  и находящимися на расстоянии  $r$ , электрическая сила, возникающая в результате взаимодействия зарядов, определяется по закону Кулона:

$$\text{электрическая сила} = \frac{Q_1 Q_2}{4\pi E_0 D r^2},$$

где  $E_0$  — константа пропорциональности, называемая проницаемостью вакуума;  $D$  — диэлектрическая проницаемость, безразмерная величина, для вакуума равна 1, для воздуха при  $0^\circ C$  и давлении 760 мм рт. ст. — 1,00058.

Диэлектрическая проницаемость воды 80,2 при температуре  $20^\circ$  и 78,4 при  $25^\circ C$ . Это очень высокий показатель  $D$  для жидкости. Диэлектрическая проницаемость неполярной жидкости гексана  $CH_3(CH_2)_4CH_3$  составляет 1,87. Малые величины  $D$  характерны для многих органических растворителей. Сила электрического притяжения, например таких ионов, как  $Na^+$  и  $Cl^-$ , в гексане в 43 раза больше, чем в воде. Поэтому степень диссоциации  $NaCl$  в гексане значительно меньше, чем в водном растворе. В связи с этим большое количество ионов остается в органических растворителях недиссоциированными. Вода — хороший растворитель для заряженных частиц и плохой для неполярных молекул. Известно, что молекулы некоторых веществ, например таких, как белки, фосфатиды, имеют полярные и неполярные группы. Эти вещества в водных растворах могут образовывать мицеллы, в которых неполярные группы находятся в центре, а полярные — снаружи и взаимодействуют с водой. Такая особенность мицелл придает биологическим мембранам способность ограничивать проникновение воды в клетку и органеллы и выход воды из них (П. Нобел).

На протяжении всего периода жизни растения испаряют большое количество воды. Например, растение кукурузы за вегетацию испаряет до 200 л. На создание 1 т сухого вещества пшеница затрачивает около 300 т воды. Для получения 16 т зерна и соломы затрачивается до 4800 т воды, 1 га посева овса

за лето испаряет до 3400 т воды. Тридцатипятилетнее дерево яблони, по данным Млиевской опытной станции садоводства, за период вегетации испаряет 26,5 т воды, или 265 мм осадков.

В жаркие летние дни через растение идет непрерывный поток воды, вследствие чего оно охлаждается.

К. А. Тимирязев отмечал, что процесс испарения воды растением в тех размерах, в которых оно обычно происходит в природе, можно скорее назвать необходимым физическим злом, чем необходимой физиологической функцией. Вместе с тем испарение такого большого количества воды растением является необходимым условием фотосинтеза — усвоения  $\text{CO}_2$  воздуха и солнечной энергии для образования различных веществ. Таким образом, вода имеет первостепенное значение для осуществления фотосинтеза.

Из 1000 частей воды, прошедшей через растение, в процессе питания усваивается лишь 1,5—2 части. Это значит, что 998—998,5 части поддерживают растение в состоянии достаточной насыщенности водой.

### **РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА КАК ОСМОТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА**

Существуют пористые перегородки, с помощью которых можно отделить коллоиды от кристаллоидов. Их используют при методе исследования, который известен под названием *д и а л и з*. К перегородкам такого типа относятся клеточная целлюлозная оболочка и протопласт. Медленная диффузия растворителя и веществ через полупроницаемые перегородки (мембраны) называется *о с м о с о м*. Осмос и осмотическое давление играют большую роль в биологических явлениях. Так, постоянный осмос воды внутрь клетки создает в растении повышенное гидростатическое давление, которое обуславливает прочность и упругость тканей. Уравновешенное осмотическое давление клеточного сока составляет 405—2026 кПа.

Учение об осмосе разрабатывалось более 100 лет ботаниками, стремившимися найти физические основы водообмена клетки (А. Дютроше, В. Пфедер, Ю. Мейер, К. Андерсон и др.), физиками и химиками в связи с исследованиями свойств растворов (Я. Вант-Гофф, В. Оствальд, И. А. Каблуков и др.). Были выдвинуты различные представления о механизме осмоса и осмотического давления. Термину «осмотическое давление» разные авторы придавали различный смысл.

Так, Дютроше осмотическим давлением называл дополнительное гидростатическое давление, которое создается в осмометре (животный пузырь, наполненный раствором сахара или какой-нибудь соли) вследствие осмоса. Вант-Гофф и Оствальд осмотическим считали то давление, которое создавалось бы внутри раствора от ударов молекул или ионов растворенного

вещества о полупроницаемую перегородку. Однако такие объяснения осмоса рассматриваются в настоящее время как ошибочные, поскольку представление об осмотическом давлении базировалось на аналогии с законами давления газов. Действительно, газы давят на стенки сосудов, в которых находятся. Однако осмотическое давление растворов можно обнаружить лишь в том случае, когда они содержатся в сосуде с полупроницаемой перегородкой, причем с другой стороны перегородки обязательно должен быть растворитель. Налитый в сосуд или в осмометр раствор (даже самый концентрированный), но не погруженный в воду не оказывает осмотического давления на его стенки. Оно проявляется только тогда, когда раствор и растворитель разделены полупроницаемой перегородкой. Таким образом, осмотическое давление без полупроницаемой перегородки не возникает и имеется в растворах как бы в потенциальном состоянии, поэтому оно называется осмотическим потенциалом.

В последние годы ботаники, физиологи, физики, химики предложили новую теорию, согласно которой осмотическое давление рассматривается как диффузионное давление частиц растворителя, направленное из чистого растворителя в сторону раствора, отделенного полупроницаемой перегородкой. Установлено, что если имеется полупроницаемая перегородка, то молекулы растворителя передвигаются интенсивнее из раствора меньшей концентрации в направлении раствора большей концентрации. Неравномерная интенсивность движения частиц зависит от их различной активности. Активность частиц растворителя (воды), т. е. кинетическая энергия его молекул, зависит от концентрации раствора: чем она ниже, тем выше активность молекул раствора, и наоборот — количество активных молекул растворителя в более концентрированных растворах меньше.

Таким образом, концентрация молекул воды со стороны чистого растворителя составляет 100%, а со стороны раствора она меньше. В этом случае при передвижении молекул воды из растворителя в сторону раствора давление будет повышаться, и в конце концов установится состояние подвижного равновесия по обе стороны системы. Это произойдет вследствие того, что низкое диффузионное давление в растворе компенсируется гидростатическим давлением.

Ниже приведена схема движения растворителя (воды) в сосуде с полупроницаемой мембраной (стрелками обозначены молекулы растворителя: длинными более активные, короткими менее активные молекулы):





Чтобы активность движения молекул растворителя была одинаковой в обеих частях системы (в этом случае верхняя часть системы), надо к раствору приложить определенное давление. Следовательно, давление, которое превышает активность молекул растворителя (воды) и выравнивает скорость их движения в обоих направлениях, называется осмотическим потенциалом, или осмотическим давлением.

Итак, осмотическое давление рассматривается как свойство системы, которая состоит из растворителя и раствора с полупроницаемой перегородкой между ними. Осмотическое давление такой системы — термодинамический параметр. Это сила диффузионного давления, которая обуславливает переход растворителя через единицу площади полупроницаемой перегородки в раствор, находящийся при том же внешнем давлении, что и растворитель.

Осмотическое давление обусловлено понижением химического потенциала растворителя в присутствии растворенного вещества. В системе происходит выравнивание химического потенциала и переход в состояние с более низким уровнем свободной энергии, что вызывает осмотический (диффузионный) перенос вещества.

На основе такого представления предложено уравнение осмотического давления:

$$P = \frac{RT \ln \frac{P_0}{P_1}}{v_1},$$

где  $P$  — осмотическое давление, Па;  $R$  — коэффициент пропорциональности, равный газовой константе 0,0821;  $T$  — абсолютная температура;  $P_0$  — давление насыщенного пара над чистым растворителем;  $P_1$  — давление насыщенного пара над раствором данной концентрации;  $\ln$  — знак натурального логарифма;  $v_1$  — объем 1 моля растворителя в данном растворе.

Это уравнение выведено термодинамическим путем с учетом представлений о решающем значении в осмотических процессах активности частиц воды, их молекулярно-кинетической энергии. В растворах молекулы воды по своей природе являются диполями и связаны с частицами растворенного вещества. Следовательно, их активность уменьшается пропорционально концентрации раствора.

Вант-Гофф на основании физиологических исследований Пфеффера в 80-х годах XIX в. с использованием тычинок различных растений семейства Asteraceae вывел некоторые закономерности кинетических свойств растворов. Он применил для вычисленного Пфеффером давления в клетках тычинок в качестве коэффициента пропорциональности газовую константу  $R = 8,207 \cdot 10^{-2} \frac{\text{л} \cdot \text{атм}}{\text{моль} \cdot \text{К}}$  и получил удовлетворительные результаты. Это было поводом для проведения аналогии между газообразным и жидким состоянием вещества.

Установленные Вант-Гоффом математические законы осмотического давления для очень разбавленных (идеальных) растворов в действительности аналогичны законам давления газов. К таким растворам (0,1; 0,2; 0,3 моля) можно применить уравнение, предложенное Вант-Гоффом:

$$P = CRTi,$$

где  $P$  — осмотическое давление, Па;  $C$  — концентрация раствора, моли на 1 л;  $R$  — газовая константа;  $T$  — температура от абсолютного нуля, °C;  $i$  — изотонический коэффициент:  $i = 1 + \alpha(n-1)$ , где  $\alpha$  — степень электролитической диссоциации,  $n$  — число ионов, на которое распадается каждая молекула электролита.

Можно использовать формулу

$$P = \frac{RTi}{v},$$

где  $R$  — газовая константа;  $T$  — температура;  $v$  — объем (величина, обратная концентрации:  $v = \frac{1}{C}$ );  $i$  — изотонический коэффициент ( $i=1$ , когда в 1 л раствора содержится 1 моль какого-либо вещества неэлектролита, в этом случае при 0 °C и атмосферном давлении 760 мм развивается давление 2269 кПа; 1 атм = 1013 гПа).

Растительная клетка представляет собой осмотическую систему, в которой протопласт играет роль полупроницаемой оболочки, а осмотически деятельным раствором является клеточный сок. Если внешний раствор более концентрированный, чем раствор внутри клетки, вода будет выходить из нее. При рассмотрении таких клеток под микроскопом можно наблюдать отставание цитоплазмы от оболочки клетки. Это явление известно под названием плазмолиза.

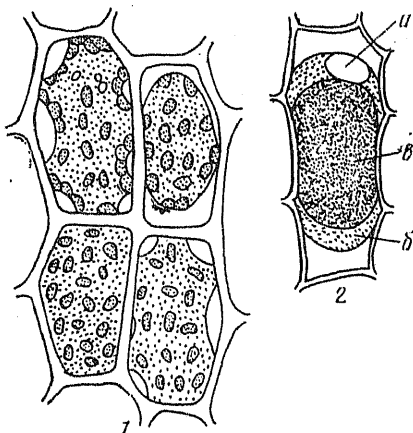
По степени концентрации различают растворы изотонический, гипотонический и гипертонический. Раствор, имеющий осмотическое давление, равное осмотическому давлению клеточного сока, называется изотоническим, раствор с большим осмотическим давлением — гипертоническим, с меньшим — гипотоническим.

При действии на растительную клетку гипертоническим раствором плазмолитика происходит плазмолиз. В зависимости от степени вязкости протопласта наблюдаются различные формы плазмолиза: при менее плотной цитоплазме форма плазмолиза выпуклая, при более плотной, вязкой — вогнутая, при еще более плотной — судорожная. Следовательно, форма плазмолиза может быть одним из показателей вязкости цитоплазмы растительной клетки (рис. 11).

Для определения осмотического давления клеточного сока методом плазмолиза в стеклянные чашечки или бюксы одинаковой формы наливают раствор плазмолитика определенной концентрации. Растворы располагают или по уменьшающейся,

Рис. 11. Формы плазмолиза:

1 — последовательные этапы плазмолиза в клетках листа мха; 2 — выпуклая форма плазмолиза (колпачковый плазмолиз) в клетке эпидермиса чешуи лука с окрашенной антоцианом вакуолью: *а* — ядро, *б* — цитоплазма, *в* — вакуоль (по Д. А. Сабинину).



или по возрастающей концентрации. В них погружают срезы растительных тканей, которые затем через определенные промежутки времени рассматривают под микроскопом. Отыскивают изотонический раствор, т. е. такой, концент-

рация которого соответствовала бы раствору клеточного сока (в нем нет ни эндоосмоса, ни экзоосмоса). В одномолярном растворе наблюдается явно выраженный плазмолиз, т. е. отставание цитоплазмы от клеточной оболочки, что указывает на гипертонический раствор. В растворах концентрацией 0,6—0,4 моля отставание цитоплазмы наблюдается лишь по углам клетки. Это и есть приблизительно изотонический раствор. Зная концентрацию изотонического раствора и количество грамм-молекул вещества, растворенного в 1 л воды, можно вычислить давление клеточного сока.

Для определения осмотического давления клеточного сока криоскопическим методом применяют специальные приборы с термометром Бекмана. Учтя, что молярный раствор любого вещества неэлектролита снижает точку замерзания на 1,86 °С, можно рассчитать осмотическое давление в паскалях. Для этого следует умножить показатель точки замерзания сока на постоянный коэффициент — 22,4. Указанный метод часто применяют для определения осмотического давления сока в растительных тканях.

## ПОНЯТИЕ О ХИМИЧЕСКОМ ПОТЕНЦИАЛЕ ВОДЫ И В ОДНОМ ПОТЕНЦИАЛЕ КЛЕТКИ

Физиологическая активность клетки, органа, целого растения определяется не количеством воды в них, а ее термодинамическим состоянием. Растения, выращенные при одинаковой влажности, но при разных уровнях минерального питания и содержащие почти одинаковое количество воды в тканях, имеют разное термодинамическое (энергетическое) состояние. О термодинамическом состоянии воды судят по величине ее химического потенциала и водного потенциала растений.

Любой материальный объект (система) обладает определенным количеством энергии, которая зависит от его внутреннего состояния. Эта энергия называется внутренней ( $U$ ). На основе второго закона термодинамики внутренняя энергия может быть условно разделена на свободную ( $F$ ) и связанную ( $ST$ ). Последняя определяется энтропией ( $S$ ) и абсолютной температурой ( $T$ ). Свободная энергия — одна из важнейших термодинамических функций, ее выражают равенством:  $F = U - ST$ . Таким образом, количество свободной энергии всегда меньше внутренней на некоторую величину  $ST$ . Молекулы, входящие в состав веществ, обладают кинетической энергией, которой и определяется свободная энергия, или химический потенциал. Понятие о химическом потенциале было введено американским ученым Дж. Гиббсом в начале XX в.

Макроскопическая работа при изотермическом процессе является разницей свободной энергии между двумя точками в системе ( $F_1 - F_2$ ) и между системой и средой для поддержания постоянной температуры в системе. Таким образом, свободная энергия, или химический потенциал, — это энергия, способная превратиться в работу. При изотермическом переходе в систему из состояния, в котором свободная энергия имеет значение  $F_1$ , в состояние со значением  $F_2$  системой совершается макроскопическая работа:  $A \leq F_1 - F_2$ . Знак неравенства относится к необратимым процессам, знак равенства — к обратимым, т. е. максимальная работа производится при обратимых процессах.

Обычно больший интерес представляет изменение свободной энергии, чем ее абсолютное значение. По разнице свободной энергии двух состояний системы можно предвидеть направленность данной реакции, а также количество энергии, необходимой для превращения данных реагентов в продукты, или количество освобождающейся при этом энергии. Химический потенциал — величина, подобная температуре и давлению. Разница между химическим потенциалом в двух его фазах определяет направление, в каком вещество будет спонтанно диффундировать, точно так же, как разница температур определяет направление потока тепла. Спонтанное изменение происходит в направлении уменьшения свободной энергии системы. Химический потенциал может быть использован для установления, находится ли данное вещество в равновесии по обе стороны какого-либо барьера или следует ожидать его спонтанного движения с одной стороны в другую, для предвидения направления общего движения и движущей силы, действующей на какое-либо вещество, которое имеет разные химические потенциалы по обе стороны мембраны, и т. д. Следовательно, знание величины химического потенциала в одних условиях по сравнению с потенциалом в других усло-

виях необходимо для определения его спонтанного изменения или движения. Таким образом, химический потенциал имеет существенное значение как фактор, определяющий движение воды и растворенных веществ в растительном организме и почве.

Величина свободной энергии, или химический потенциал,— это количество энергии на единицу количества вещества, выражаемое в Дж/моль. Химический потенциал воды можно определить по уравнению

$$\mu = \mu^0 + RT \ln \frac{P}{P^0},$$

где  $\mu$  — химический потенциал воды системы;  $\mu^0$  — химический потенциал воды в стандартном состоянии — чистая вода при активности, равной 1, когда концентрация воды равна 55,6 моля при температуре рассматриваемой системы и давлении 1 атм ( $1,01325 \cdot 10^5$  Па), при котором давление пара равно  $P^0$ ;  $P$  — наблюдаемое давление пара в системе;  $R$  — коэффициент пропорциональности, равный газовой константе 0,0821;  $T$  — абсолютная температура;  $\ln$  — знак натурального логарифма.

Убыль энергии воды при изменении химического потенциала от значения  $\mu^0$  до значения  $\mu$  выражают следующим образом:

$$\mu - \mu^0 = -RT \ln \frac{P}{P^0} \quad \text{или} \quad \mu - \mu^0 = RT \frac{P^0 - P}{P^0},$$

т. е. убыль энергии при данной температуре приблизительно пропорциональна относительному снижению давления пара. Следовательно, относительное давление пара над системой, содержащей воду, можно использовать в качестве относительной меры химического потенциала воды.

Различие величин  $\mu - \mu^0$  в одной из точек системы по сравнению с другой показывает, что вода не находится в состоянии равновесия, вследствие чего она будет стремиться перетекать в область более низкого значения — от  $\mu^0$  к  $\mu$  и выражает истинную способность воды производить работу в данной точке системы по сравнению с подобной же способностью чистой воды при атмосферном давлении и температуре данной системы.

Выражение  $\mu - \mu^0$ , употребляемое при изучении водного режима растений, известно под названием водного потенциала и определяется по равенству

$$\psi = \frac{\mu - \mu^0}{\bar{V}},$$

где  $\bar{V}$  — парциальный молекулярный объем вещества, см<sup>3</sup>/моль.

Водный потенциал  $\psi$  — это величина, называемая дефицитом давления, или сосущей силой. Присутствие растворенных веществ в водном растворе уменьшает активность воды. Концентрация, или мольная часть воды, становится меньше вследствие замещения молекул воды молекулами растворенного в ней вещества. Поскольку концентрация воды снижается,

то уменьшается и ее химический потенциал. Присутствие растворенных веществ приводит также к возникновению в растворе осмотического давления ( $P$ ).

Увеличение концентрации растворенных веществ вызывает возрастание осмотического давления и уменьшение активности воды. Поэтому вместо относительного давления пара в качестве меры химического потенциала воды в растворах можно использовать осмотическое давление.

В отношении количества энергии формула осмотического потенциала соответствует формуле химического потенциала. В клетке, полностью насыщенной водой, энергетический потенциал сока максимален, т. е. равен потенциалу свободной воды или раствора, окружающего клетку, и не зависит от осмотического давления в клетке.

Водный потенциал ( $\psi$ ) является алгебраической суммой его отдельных компонентов, поэтому значения водного и осмотического потенциалов имеют знак минус. Водный потенциал листа  $\psi \leq 0$ .

В заключение следует отметить, что термодинамический подход к изучению состояния воды в клетке — понятия о химическом потенциале воды и водном потенциале растений — раскрывает физическую (энергетическую) сущность таких явлений, как осмотический потенциал, сосущая сила (водный потенциал) и влияние на состояние молекул воды в клетке присутствия ионов разных элементов и связанных с этим физико-химических реакций.

На термодинамическое состояние внутриклеточной воды значительное влияние оказывают ионы. Установлено, что ионы могут активно воздействовать на структуру окружающей воды, усиливая или замедляя трансляционную подвижность прилегающих к ним слоев воды.

Так, ионы  $\text{Li}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Ba}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{OH}^-$ ,  $\text{F}^-$  замедляют подвижность молекул воды, т. е. гидратируются положительно, а ионы  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Rb}^{4+}$ ,  $\text{Cs}^+$  повышают подвижность воды, т. е. гидратируются отрицательно. Ионы с отрицательной гидратацией сильно нарушают структуру воды.

Понятие о положительной и отрицательной гидратации развито Г. А. Крестовым при определении ближайших к ионам молекул воды и энтропии в чистой воде. Энтропия воды в ближайшем окружении ряда ионов меньше по сравнению с энтропией чистой воды, что соответствует положительной гидратации, а энтропия в окружении некоторых однозарядных ионов больше, чем в чистой воде, что отвечает отрицательной гидратации.

Разный характер гидратации ионов  $\text{Na}^+$  (положительная гидратация) и  $\text{K}^+$  (отрицательная гидратация), возможно, играет определенную роль в биологической специфичности этих катионов.

Активность воды в клетках зависит от температуры, давления (тургорного), взаимодействия ее с неводными компонентами (гидратация макромолекул и ионов, иммобилизация воды макромолекулами). Взаимодействие воды с неводными компонентами обусловлено их количеством, составом и конформационными изменениями, а все это связано с метаболизмом клетки и величиной градиента активности воды внутри и снаружи клетки.

В заключение следует отметить, что природа и механизмы транспорта воды и ионов в живых клетках остаются предметом исследования.

## ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКОЙ

Коллоидные и осмотические свойства растительной клетки в значительной мере определяют законы проникновения в нее воды из окружающей среды. Рассмотрим, что происходит с сухим семенем, если его поместить в воду или во влажную почву. Обычно такие семена набухают, увеличиваются в объеме, поскольку клеточные оболочки, протопласт и запасные вещества представляют высохшие коллоидные студни, или мицеллы, с большим содержанием белковых веществ, которые хорошо поглощают воду. Сильнее набухают белковые вещества, меньше — крахмал, еще слабее — клетчатка. Поэтому сильнее набухают семена, богатые белками, например семена фасоли и гороха при набухании увеличиваются в объеме почти вдвое. Значительно меньше набухают семена злаков.

Сила, с которой воздушно-сухие семена бобовых растений поглощают воду, достигает 1013 кПа и более. Способность сухих семян с огромнейшей силой поглощать воду и отнимать ее от других более влажных тел, например от почвы, имеет большое значение при их прорастании. До начала прорастания семя поглощает воду лишь вследствие набухания имеющихся в нем коллоидов, что приводит к разрыву семенной оболочки. С началом роста корешка и других эмбриональных частей появляются клетки с вакуолями, и далее насыщение воды прорастающим семенем обуславливается не только набуханием коллоидов, но и явлением осмоса. Клеточная оболочка растягивается ограниченно: расширяясь от поступления воды, она проявляет эластичное противодействие на содержимое клетки и уравнивает ее осмотическое давление. Наступает такой момент, когда противодействие клеточной оболочки уравнивает гидростатическое давление клеточного сока. Это происходит при полном насыщении клетки водой. Таким образом, благодаря осмотическому притоку воды в вакуоль в клетке возникает гидростатическое давление клеточного сока, называемое тургор-

ным давлением. При полном насыщении клетки водой осмотическое давление ( $P$ ) будет равно тургорному ( $T$ ):

$$P=T, \text{ или } P-T=0.$$

При испарении воды из клеток объем их уменьшается, а осмотическое давление возрастает, поскольку в меньшем объеме содержится такое же количество растворенных в воде веществ. Следовательно, при испарении воды из клеток осмотическое давление выше тургорного, и в этом случае уравнение можно написать так:

$$P=T+S.$$

Величина  $S$  — давление, которое обуславливает приток воды в вакуоль, и называется сосущей силой (водный потенциал  $\psi$ ):

$$S=P-T.$$

У растений, находящихся в завядшем состоянии, тургор отсутствует и  $S$  равно  $P$ , т. е. величина  $S$  соответствует величине осмотического давления.

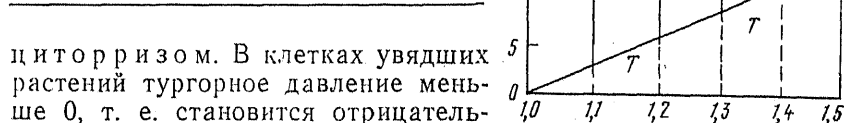
Таким образом, уровень сосущей силы клетки определяет поступление воды в нее. Растительную клетку можно рассматривать как саморегулирующийся осмотический механизм, который всасывает воду тем сильнее, чем больше ее требуется. При значительной потере воды осмотическое давление и сосущая сила возрастают и поступление воды становится более интенсивным. Соотношения между тургором, осмотическим давлением и сосущей силой можно изобразить графически (рис. 12). Для этого на оси абсцисс откладывают степень растяжения клетки, а на оси ординат — осмотическое давление. Если растение находится в увядшем состоянии, то степень растяжения оболочки клетки будет наименьшей и равна единице. При насыщении клетки водой оболочка может растягиваться лишь в 1,5 раза. При наименьшем растяжении клеточной оболочки сосущая сила клетки достигает максимального значения и равна осмотическому давлению, т. е. при потере тургора осмотическое давление наивысшее (оно отвечает величине сосущей силы). Далее при увеличении тургора сосущая сила будет уменьшаться. Итак, с увеличением тургорного давления сосущая сила уменьшается, и при максимальном тургоре, т. е. при полном насыщении клетки водой, она будет равна 0.

Однако в отдельных случаях сосущая сила клетки может быть выше осмотического давления. Так, при увядании растений плазмолиза в клетках не наблюдается. Протопласт таких клеток уменьшается в объеме, но не отделяется от оболочки, а тянет ее за собой. Внешне это проявляется в образовании на поверхности клеток волнообразных изгибов. Такое явление называется



Рис. 12. Схема изменения осмотических величин в клетке при переходе от завядания к насыщению водой (слева направо):

$T$  — тургорное давление;  $O$  — осмотическое давление клеточного сока;  $S$  — сосущая сила.



циторризом. В клетках увядших растений тургорное давление меньше 0, т. е. становится отрицательной величиной, так как при циторризе действуют силы упругости клеточной оболочки, которые в увядших клетках растягивают протопласт, а не сжимают его. Поэтому сосущая сила таких клеток равна сумме давлений осмотического и тургорного, т. е.  $S = P + T$ , так как в этом случае  $S = P - (-T)$ .

Наблюдениями В. С. Шардакова над хлопчатником было установлено, что сила циторриза — сила растяжения протопласта клеточной оболочкой — может достигать 1010—1515 кПа.

Сосущую силу клеток можно определить несколькими методами, например измерением длины узких полосок растительной ткани. Продольные вырезки тканей измеряют, затем помещают в растворы различной концентрации и через определенный промежуток времени снова измеряют. Если длина ткани уменьшилась, то внешний раствор был гипертоническим, а если увеличилась — гипотоническим. Нужно найти изотонический раствор, при котором размер ткани не изменяется. Концентрация этого раствора и будет соответствовать сосущей силе клеток растительной ткани. Достаточно точным является метод струек, предложенный В. С. Шардаковым, который используют в исследованиях по засухоустойчивости и орошению.

Абсолютная величина осмотического давления в клетках живых растений достаточно высокая и колеблется чаще всего от 506 до 1010 кПа у наземных растений и от 101 до 304 кПа у водных. В плодах фруктовых деревьев, ягодах винограда, корнеплодах сахарной свеклы осмотическое давление бывает в пределах 2026—4052 кПа, у растений, которые выращивают на засоленных почвах, оно может достигать 6078—10 130 кПа. Величина сосущей силы в разных органах и тканях имеет важное значение для поступления и движения воды по растению.

Наблюдается колебание уровня сосущей силы. Например, величина этого показателя у листьев бука, взятых на разной высоте, неодинакова: чем выше расположены листья, тем она больше. Такое распределение величины сосущей силы по стволу дерева имеет большое значение для движения воды в нем.

Величины осмотического давления в тканях листа располагаются в таком убывающем порядке: палисадная паренхима,

губчатая паренхима, верхний и нижний эпидермис. Клетки молодых листьев, как правило, имеют более высокую осмотическую концентрацию клеточного сока, чем клетки старых листьев. Вот почему иногда при недостатке воды, особенно в конце лета, нижние листья засыхают. Это происходит в результате оттягивания воды от них верхними листьями.

Величина осмотической концентрации клеточного сока имеет приспособительный характер. Например, у ячменя, прораставшего на охлажденной почве, осмотическое давление возросло по сравнению с контрольными растениями, которые выращивали в нормальных условиях: в надземных органах — на 25, а в тканях корней — на 115%.

Физиологическое значение осмотических процессов велико. С ними связано поглощение растением воды и растворенных в ней минеральных веществ. Осмотическое давление в некоторой мере является регулятором движения воды по растению и распределения ее между отдельными органами. Оно имеет большое значение для обмена пластическими веществами между отдельными органами и тканями растений. В тканях созревающих плодов наблюдается увеличение осмотического давления. Разностороннюю роль осмотической концентрации клеточного сока следует рассматривать как приспособительный механизм растений, выполняющий важную роль в обеспечении их водой и питательными веществами.

### **КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ ВОДЫ. КОРНЕВОЕ ДАВЛЕНИЕ**

Вследствие интенсивного расхода воды растения нуждаются в не менее активном ее поступлении. Для этого существует корневая система. У хлебных злаков корневая система проникает на глубину 1,5—2 м и распространяется широко в стороны. Так, у одного растения озимой ржи при самых благоприятных условиях произрастания может образоваться 143 корня первого порядка, 35 тыс. — второго, 2 млн 300 тыс. — третьего и 11,5 млн — четвертого порядка, всего 14 млн корней. Общая длина их составляет 600 км, общая поверхность — 225 м<sup>2</sup>. На этих корнях содержится 15 млрд корневых волосков, общая длина которых около 10 тыс. км, а площадь 400 м<sup>2</sup>. Вместе с тем надземная часть одного растения озимой ржи состоит из 80 побегов с 480 листьями, общая площадь которых равна 4,5 м<sup>2</sup>. Об интенсивности роста корневой системы ржи свидетельствуют такие данные: общая длина корней одного растения возросла за день на 5 км, корневых волосков — на 80 км. Таким образом, корневая система высших растений имеет огромные размеры при малой испаряющей поверхности листьев.

Количество воды, расходуемой растением, не является постоянной величиной и в значительной мере зависит от климатических условий. Теневыносливые растения имеют менее развитую корневую систему, чем светолюбивые.

Древесным породам значительно труднее обеспечивать водой крону, поднятую на высоту в несколько десятков метров, чем травянистым растениям с листьями, которые находятся на высоте 1—2 м. Как показали исследования, древесная растительность без искусственного увлажнения произрастает только там, где испаряемость не превышает количество осадков. В тех местностях, где испаряемость выше количества осадков, лес уступает место травянистым растениям. Поэтому, например, разводить древесные породы на юге Украины, в Степи труднее, чем в Лесостепи.

Низшие растения обычно всасывают воду всей своей поверхностью. Так, декоративная трава, относящаяся к зеленым мхам (*Bryales*), может расти без увлажнения, поглощая только атмосферную влагу всей поверхностью (корневой системы она не имеет). Содержание воды в клетках зеленых мхов составляет не более 5—7%.

Высшие растения имеют специальные органы для всасывания воды — тончайшие окончания корней, так называемую корневую мочку. Они имеют тонкие неопробковевшие оболочки и корневые волоски, благодаря которым сильно увеличивается всасывающая поверхность корневой системы растения, постоянно испаряющего воду. Поэтому растение можно представить как сложный саморегулирующийся механизм: с одной стороны, испаряет огромное количество воды, а с другой — поглощает ее с помощью корневой системы.

Корневая система растений способна активно передвигать воду корневыми клетками в определенном направлении — через корневые волоски, клетки коровой паренхимы корня, эндодерму, перицикл и паренхиму осевого цилиндра в сосуды корня (рис. 13). Самый внутренний слой первичной коры, облегающий

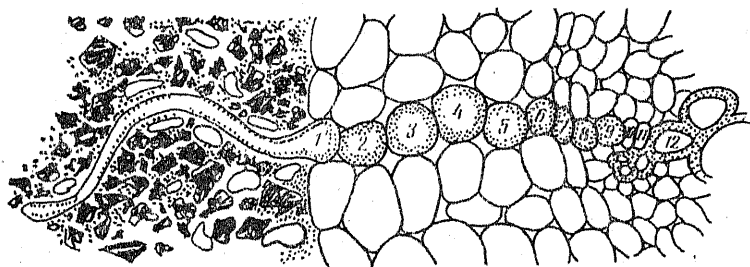


Рис. 13. Путь воды от корневого волоска (1) к сосудам корня (12) через клетки паренхимы коры (2—6), эндодерму (7), перицикл (8) и паренхиму осевого цилиндра (9—11).

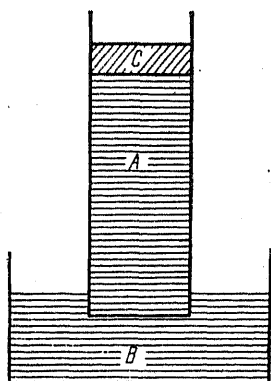


Рис. 14. Схема одностороннего тока воды через клетку:

*A* — живые клетки; *B* — сосуд; *C* — клетки сосудистой системы.

центральный цилиндр, — эндодерма — имеет часть тонкостенных клеток, которые называются пропускными клетками. Через них, как через микроскопические шлюзы, вода под давлением проникает из клеток коры корня в центральную часть. Пропускные клетки расположены против элементов ксилемы, что сокращает путь воды.

Активное движение воды в корнях можно наблюдать невооруженным глазом. При перерезании (или повреждении) стебля на поверхности среза появляются капельки сока (пасоки). Это явление получило название плача растений. Сила, обуславливающая направленное движение водного раствора в живых клетках и выделение его в сосуды, называется корневым давлением.

Кроме плача растений, отмечается выделение воды листьями — гуттация. Это явление легко наблюдать в естественных и искусственных условиях. Так, в пасмурный день осенью или весной, когда испарение незначительно, а подача воды достаточна, на кончиках листьев пшеницы, ячменя, овса можно видеть капельки воды в результате направленного движения ее в клетках корневой системы и выделение на поверхность через особые клетки на кончиках листьев (гидатоды). Явление гуттации можно искусственно воспроизвести в лабораторных условиях. Для этого проростки злаков обильно поливают и накрывают колпаком или стаканом.

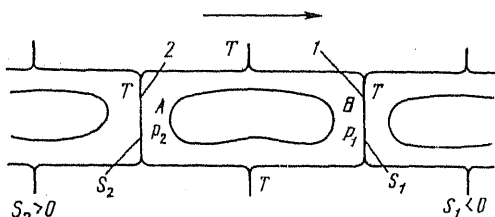
Существуют различные гипотезы, объясняющие механизм явлений плача и гуттации, обусловленных корневым давлением.

По схеме Д. Пристли (рис. 14), *A* — живые клетки, *C* — клетки сосудистой системы, в которых нет тургорного давления, следовательно,  $S = P$ . При полном насыщении водой группы клеток *A*, которые погружены в сосуд *B*, сосущая сила вскоре будет равна 0. Пока  $P > T$ , вода поступает в клетку, но когда осмотическое давление уравнивается тургорным давлением, сосущая сила равна 0, воду будут всасывать клетки сосудистой системы с силой, равной величине их осмотического давления. Таким образом, клетки *C* будут всасывать воду из сосуда *B*, фильтруя ее через живые клетки *A*.

Иначе механизм плача и гуттации объясняет Д. А. Сабинин. Представим себе, что в клетке поддерживается такое состояние,

Рис. 15. Схема активного вы-  
давливания воды корневой си-  
стемой:

1 и 2 — противоположные стороны  
клетки.



когда в одной части про-  
топласта *A* (рис. 15) не-  
прерывно проходят реак-  
ции синтеза, образования  
веществ, вследствие чего увеличивается осмотическое дав-  
ление, а в другой части протопласта *B* происходит  
постоянное превращение этих осмотически активных ве-  
ществ в осмотически неактивные, например сахара в крах-  
мал, вследствие чего осмотическое давление здесь меньше.  
Движущей силой возникающего тока воды может быть разница  
значений сосущей силы на противоположных (1 и 2) сторонах  
клетки. Создается разница в концентрации осмотически дей-  
ствующих веществ в различных участках клетки. Предположим,  
что клетка соприкасается с водой. В тех ее участках, где больше  
осмотически активных веществ, вода будет насыщаться в клет-  
ку с большей силой. В части клетки *B*, где образуются осмоти-  
чески неактивные вещества, сосущая сила равна 0, тогда как  
в части *A* вода все время поступает в клетку. Здесь  $S_2 > 0$ . Вода,  
поступающая в клетку, благодаря гидростатической силе равно-  
мерно давит на оболочку. Все соотношения, которые создаются  
в клетке, можно записать как  $P_2 > T > P_1$ .

Вода вследствие преобладания тургорного давления над ос-  
мотическим будет выделяться из клеток, и наступит равновесие  
осмотического и тургорного давлений.

Опыты Д. А. Сабинаина показали, что при ухудшении аэрации  
среды, в которой находится корневая система, интенсивность  
плача резко снижается. При световом голодании, если растение  
выдерживать в темноте один или несколько дней, также будет  
наблюдаться потеря способности к плачу. Следовательно, нор-  
мальное дыхание корней и поступление в них пластических ве-  
ществ из надземных органов — необходимое условие для поддер-  
жания активного поглощения воды корневой системой.

Доказательством того, что плач и гуттация являются физио-  
логическими процессами, может быть плазмолиз. При погруже-  
нии среза живой ткани в какой-либо плазмолитик (изотониче-  
ский или гипертонический раствор) обычно в клетках в начале  
плазмолиза наблюдается отставание протопласта от оболочки  
в одном месте. Это явление свидетельствует о том, что конси-  
стенция и структура протопласта не везде одинаковы. Следова-  
тельно, и проницаемость протопласта была разной, что обу-  
словливается неодинаковым содержанием органических и ми-  
неральных веществ в цитоплазме.

Концепция активного выделения воды клетками корня, которая основывается на образовании осмотически активных веществ в одной части клетки и осмотически неактивных в другой, подтверждается и тем, что протопласт в разных участках клетки бывает неодинаково проницаем. Следовательно, плач растений — проявление активной подачи воды корнем. Сок, который выделяется в сосуды и при плаче, называется пасокой.

Исследования, проведенные в Институте физиологии растений имени К. А. Тимирязева (В. Н. Жолкевич, З. А. Сеницина и др.) и в Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева (Л. В. Можаяева, Н. В. Пильщикова), показали, что корневое давление состоит из осмотического и неосмотического (активного) компонентов. Активное давление, обусловленное действием неосмотических сил, является энергозависимым, оно повышается под влиянием веществ, стимулирующих образование АТФ (например, аденина), и уменьшается при действии динитрофенола (ДНФ) — разобщителя окисления и фосфорилирования.

Так, в опытах с подсолнечником были установлены градиент осмотического давления по длине корня и значительное превышение активного давления над осмотическим.

Допускают, что одним из неосмотических компонентов корневого давления являются актомиозиноподобные белки (см. с. 97), обнаруженные в корнях подсолнечника, тыквы, фасоли. Выявлена импульсная ритмичность скорости экссудации и скорости поглощения корнем воды, обусловленная ритмичными чередованиями сокращения и расслабления паренхимных клеток коры и центрального цилиндра. Высказывается также предположение, что энергия может тратиться на активный перенос не самой воды, а ионов, которые пассивно увлекают за собой воду, и об участии иона кальция при функционировании сократительного аппарата корней.

Воздействие различными температурами на корни показало, что снижение ее до 12°C сильно замедляет плач, а резкое повышение до 30°C вызывает скачкообразное его усиление с постепенным снижением. Уменьшение скорости плача при 12°C сопровождалось снижением доли активного давления в общем компенсационном давлении с 60 до 40%, а при усилении плача с повышением температуры — увеличением давления до 80% (Л. В. Можаяева, Н. В. Пильщикова). Все сказанное свидетельствует о том, что механизм активного давления лабилен и способен к быстрым изменениям под влиянием внешних воздействий, а это имеет большое значение для адаптации корневой системы к условиям среды.

Следовательно, подтверждается функционирование в корнях специфического механизма корневого давления, состоящего из осмотических и неосмотических компонентов, создающих дви-

жущую силу плача и обуславливающих поглощение и передвижение воды в побеги, и правильность предложенного Д. А. Сабининым варианта формулы сосущей силы ( $A$  — неосмотический компонент):

$$S = (P + A) - T.$$

Снижение нагнетательной деятельности корневой системы происходит обычно тогда, когда почва высыхает до такой степени, что ее водоудерживающая сила равна силе корневого давления. Внешне этот момент характеризуется простым и удобным для объективного суждения признаком — прекращением плача растений. Когда водоудерживающие силы почвы будут равны силам всасывания клетки или окажутся выше их, плач растений прекратится. С моментом прекращения плача совпадает и наиболее сильное угнетение развития растений от недостатка влаги. Определение интенсивности плача у дыни, которую выращивали при различных условиях влажности почвы с различающимися гидромодулями\*, показало, что по интенсивности плача растений можно установить различия в их состоянии. При большом гидромодуле наблюдается более интенсивный плач, при меньшем — менее сильный. Значительно повышается интенсивность плача у растений непосредственно после полива.

Для демонстрации плача растений в лабораторных условиях используют фуксию или другое растение, срезают возле основания, на пенек надевают резиновую трубку и капилляр, после чего увлажняют грунт. По движению пасоки в капилляре можно судить об интенсивности плача. Однако не у всех растений одинаково легко наблюдать это явление. У некоторых растений (например, арахиса) при всех гидромодулях и даже непосредственно после полива плач бывает незначительным. Сила корневого давления обычно небольшая — 101—304 кПа.

Изучение плача у растений показало, что количество выделяемого сока у них неодинаково и зависит от содержания в них воды. Так, виноградная лоза выделяет около 1 л пасоки в сутки, береза — 5, финиковая пальма — до 10 л. Продолжительность плача у растений варьирует. Он может продолжаться от нескольких дней до 5—6 мес. Такой длительный плач наблюдается у пальм и агавы. За весь период плача агавы может выделить до 1000 л пасоки. У больших по размеру растений после их перерезания максимальное выделение сока наблюдается не сразу, оно увеличивается с каждым днем до определенного предела, а затем постепенно снижается.

Различают два вида плача — весенний и летний. Первый про-

---

\* Гидромодуль — показатель количества воды, которое отводится с единицы площади при осушении и расходуется на единицу площади при орошении.

ходит до распускания листьев, второй — после их распускания. Весенний плач отличается от летнего большим количеством выделяемого сока. Летом при сильном испарении плач вообще не проявляется, в это время может наблюдаться так называемый отрицательный плач: если на срезанный пенек налить воды, то она будет всасываться.

Пасока состоит из воды и растворенных в ней минеральных и органических веществ. Весенняя пасока отличается по своему химическому составу от летней: содержит в растворе больше сахаров, главным образом глюкозу и фруктозу, некоторые органические кислоты, в основном яблочную, и незначительное количество белковых веществ. Кроме того, в пасоке весеннего плача обнаруживается ряд ферментов — амилаза, каталаза, пероксидаза и др. Общее количество сахаров в весенней пасоке может быть иногда довольно значительным. Так, в пасоке березы сахара составляют до 2%, клена — до 3,5, американской агавы — до 9%. Широко известный березовый сок получают при весеннем сокодвижении. С апреля до середины мая одно дерево березы может выделить до 60 л пасоки.

В пасоке летнего плача органических веществ значительно меньше. Сахаров может совсем не быть, но органических кислот, особенно яблочной и щавелевой, довольно много. Летняя пасока содержит также аминокислоты и минеральные вещества. Сок весенней и летней пасоки имеет значительное осмотическое давление благодаря большому количеству в нем органических и минеральных веществ.

Увеличение концентрации веществ в почвенном растворе неадекватно общей концентрации этих веществ в пасоке. Наблюдения показали, что при повышении содержания азота, фосфора, калия, кальция в питательной среде в 10—20 раз количество этих элементов в соке пасоки в свободном состоянии почти не изменяется. Поглощенные растением из почвы вещества под влиянием каталитической системы могут коренным образом преобразовываться. Так, нитраты и аммиачные формы азота в корнях включаются в органические формы, но у некоторых растений в пасоке можно обнаружить и нитраты, и органические азотистые соединения.

Сок гуттации содержит значительно меньше минеральных и органических веществ, чем сок плача. Это обуславливается особым строением гидатод — органов, через которые у большинства растений выделяются капли жидкости. При гуттации сок фильтруется через мелкоклеточную паренхиму, так называемую эпитему — ткань, которая выстилает дно воздушной полости гидатод.

Наблюдается суточный ритм выделения сока во время плача, который у различных растений проявляется неодинаково и зависит от их биологических особенностей.



## ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЕМ

На скорость поступления воды в корни растения большое влияние оказывает температура, что можно проследить на следующем опыте. Растения табака, фасоли или тыквы выращивают в сосудах, затем обкладывают их льдом и ведут наблюдение. При снижении температуры почвы, т. е. среды для корневой системы, до  $0^{\circ}\text{C}$  и создании для надземной части растений комнатных условий они увядают. При охлаждении почвы поступление воды в корни замедляется настолько, что не покрывается расход ее во время испарения. В лабораторной практике с помощью прибора потометра можно наблюдать скорость поступления воды в корневую систему растений при различных условиях концентрации питательной смеси, pH раствора, температуры.

При снижении температуры поступление воды в корни довольно быстро уменьшается, особенно у теплолюбивых растений. Это объясняется тем, что с изменением температуры изменяются и свойства протопласта. При снижении температуры вязкость протопласта возрастает, что приводит к уменьшению скорости прохождения воды. Наблюдения показали, что при температуре  $0^{\circ}\text{C}$  плазмолиз и деплазмолиз проходят в 4—7 раз медленнее, чем при температуре  $20^{\circ}\text{C}$ . Снижение температуры почвы осенью при относительно высокой температуре воздуха создает в растении значительный водный дефицит. При возникновении этого явления у древесных пород можно наблюдать сбрасывание зеленых листьев, еще не поврежденных морозом. Некоторые ученые утверждают, что холодная почва является физиологически сухой, поскольку вода в ней недоступна для растений. В связи с этим возникло и само понятие о физиологической сухости влажных, но холодных почв. Так, болотные почвы называют физиологически сухими, потому что вследствие недостаточной аэрации температура их ниже температуры минеральных почв. Согласно этой «теории», корни неспособны с достаточной интенсивностью поглощать воду из холодных почв. А. Шимпер объяснял ряд анатомо-морфологических признаков растений болотных почв именно тем, что эти почвы являются холодными. Так, чешуйчатые листья с немного закрученными краями у багульника и шоловидные листья у пушицы болотной способствуют уменьшению испарения. Кроме того, растения болот и затопляемых почв (рис, камыш, сахарный тростник) имеют полости, через которые воздух проникает в корневую систему.

Исследования последних лет показали, что только у растений южного происхождения в действительности уменьшается поступление воды в корни при снижении температуры до  $5^{\circ}\text{C}$  и ниже. Озимые культуры (рожь, пшеница и др.) хорошо растут поздно

осенью и рано весной даже при заморозках, достаточное поступление воды при этих условиях подтверждается сильной гуттацией. Таким образом, А. Шимпер сделал произвольное обобщение результатов своих опытов, сформулированное им в концепции о физиологической сухости холодных почв.

В связи с развитием земледелия в северных районах СССР изучали различные физиологические параметры растений при выращивании их в Заполярье. Достаточно обстоятельные исследования выполнены В. П. Дадыкиным. Он проводил опыты с семенами вики, помещая их в мерзлую почву при разных отрицательных температурах. Опыты показали, что вода из мерзлой почвы может поступать в растение. Сосущая сила семян достаточна для того, чтобы получать воду из мерзлой почвы даже при температуре  $-5^{\circ}\text{C}$ , процесс набухания семян в таких условиях проходит за 8 сут. Очевидно, при этом устанавливается равновесие между сосущей силой семени и водоудерживающей силой почвы. При температуре  $-0,3$ — $-0,1^{\circ}\text{C}$  водоудерживающая сила почвы составляет 507—1013 кПа, а сосущая сила семени — 3039 кПа и более. Установлено, что осмотическое давление клеточного сока в корнях дикорастущих растений на севере в большинстве колеблется в пределах 1013—1216 кПа, а в отдельных случаях составляет 1722 кПа. Эти и другие исследования свидетельствуют о том, что «теория» физиологической сухости холодных почв несостоятельна.

Основная причина неудовлетворительного роста и развития растений на холодных почвах заключается в трудности использования питательных веществ, прежде всего азота. Другим внешним фактором, влияющим на скорость поглощения воды растением, является кислород воздуха. На плотных и затопленных водой почвах растения развиваются плохо и могут даже погибнуть. В Лесостепи и Полесье Украины часто микрорельеф полей характеризуется небольшими ложинами, которые называются блюдцами. Во время таяния снега и в осенний период они заполняются водой, что ухудшает аэрацию почвы. Растения, прорастающие в таких блюдцах, могут задохнуться не от избытка воды, а от недостатка кислорода.

Выращивать растения в воде можно при условии обеспечения корневой системы кислородом воздуха и питательными веществами (водные культуры). Снабжение растений кислородом в водных культурах достигается путем ежедневного продувания водной среды определенным количеством воздуха (до 10 л на 1 л воды). Только в этом случае растения могут расти нормально. В водных культурах в условиях недостаточной аэрации корневая система ослизняется, происходит процесс анаэробного распада тканей.

Таким образом, одним из внешних факторов, которые влияют на поглощение и нормальную жизнедеятельность организма,

является снабжение корневой системы кислородом воздуха, создание нормальных условий для ее дыхания.

Вода может поступать в растение не только через корневую систему, но и через листья. Обычно после дождя растения оказываются более свежими. При этом происходит поглощение воды листьями через слой кутикулы, вследствие чего тургесцентное состояние возрастает и ткани растения становятся более упругими.

### **ВОДОУДЕРЖИВАЮЩИЕ СИЛЫ ПОЧВЫ. КОЭФФИЦИЕНТ ЗАВЯДАНИЯ**

Не всякая вода в почве доступна растениям. Вода из почвы поступает в корни растений труднее, чем при непосредственном погружении их в воду, поскольку водоудерживающие силы почвы противодействуют этому. Вода в почве находится в виде раствора, который сам обладает определенной сосущей силой. Почва состоит преимущественно из твердых минеральных частиц различной величины и из коллоидных частиц органической и неорганической природы, вследствие чего вода в ней испытывает противодействие адсорбционного характера.

Вода, которая заполняет большие почвенные капилляры, находится в подвижном состоянии и называется гравитационной. Обычно это вода, попадающая в почву с дождями, поливами. Она заполняет все капилляры и под действием своей массы движется вниз.

Вода, которая заполняет узкие капилляры и удерживается силами поверхностного натяжения менисков, называется капиллярной. Сила, с какой она удерживается в почве, незначительна. Водоудерживающие силы менисков зависят от диаметра капилляров. Такая влага легкодоступна растениям.

Вода, которая непосредственно покрывает почвенные частицы и удерживается на их поверхности силами молекулярного притяжения адсорбции, достигающими большей величины, чем в капиллярной воде, называется пленочной. Она труднодоступна для растений.

Воздушно-сухая почва содержит от 0,5 (песок) до 14% (глина) воды. Это гигроскопическая вода. Она удерживается с силой 101 300 кПа и для растений недоступна.

Коллоидные вещества почвы обладают способностью набухать в воде и развивать значительные водоудерживающие силы. Вода, затрачиваемая для этого, называется имбибиционной. Она характерна для перегнойных и торфяных почв.

Таким образом, рассмотренные формы воды не в одинаковой мере доступны растениям. Поэтому необходимо создавать условия, которые способствовали бы накоплению в почвах наибольшего количества легкодоступной воды.

Количество недоступной для растений воды в почве определяют следующим образом. В металлическом или стеклянном сосуде выращивают какое-нибудь растение. После того как оно хорошо разовьется, его перестают поливать (например, в фазе бутонизации), а когда растение начинает завядать (что свидетельствует о прекращении поступления воды в корни), определяют содержание воды высушиванием пробы почвы при 100 °С. Такая вода недоступна для корневой системы и составляет мертвый запас. Количество ее служит показателем коэффициента завядания. В зависимости от типа почвы мертвый запас будет представлен пленочной, или имбибиционной, или другой водой, малодоступной для растений. Коэффициент завядания — показатель, который характеризует почву, а не особенность растения. Чем легче почва, тем полнее используется растениями имеющаяся в ней вода, тем меньше ее влагоемкость. Влагоемкость тяжелых глинистых почв выше, следовательно, и мертвый запас воды в них больше.

Обычно после полного использования капиллярной воды, легкодоступной для растений, водоудерживающие силы почвы увеличиваются очень сильно и разница в сосущей силе различных растений, которая сравнительно невелика, уже не играет существенной роли.

Русский ученый С. М. Богданов экспериментально доказал, что семена различных растений прорастают при влажности почвы, равной ее удвоенной гигроскопичности, и установил, что при этих условиях семя может прорасти за счет недоступной для растений гигроскопической влаги, которую оно способно поглощать из почвы благодаря его большой сосущей силе.

## ТРАНСПИРАЦИЯ

У растений, кроме нижнего двигателя водного тока (корневое давление), есть еще верхний концевой двигатель — испарение воды листьями. Вследствие этого происходит поступление и передвижение воды по растению. Испарение воды растением называется транспирацией. Ее можно рассматривать как физический процесс — переход воды в парообразное состояние и диффузию образовавшегося пара в окружающее пространство.

Испарение воды растением можно значительно уменьшить, если выращивать его в атмосфере, насыщенную водяным паром, например в условиях оранжереи или теплицы. Снижению транспирации способствуют также освежающие поливы дождеванием в утреннее время, когда происходит насыщение воздуха вокруг растения парообразной влагой.

Растения имеют ряд приспособлений и анатомических особенностей — кутикулу, восковой налет, покровные волоски, которые уменьшают транспирацию. Значительно сокращает ее опушен-

ность нижней поверхности листьев. Однако прекращение транспирации отрицательно сказывается на фотосинтезе, поскольку при диффузии и испарении воды в окружающую атмосферу через устьица в растение поступает углекислый газ.

Между водным режимом и углеродным питанием, т. е. между поступлением углекислого газа в растение и транспирацией, существует глубокое внутреннее противоречие: С одной стороны, интенсивная транспирация может привести к отрицательным явлениям, а с другой — способствует большему притоку  $\text{CO}_2$ , лучшему углеродному питанию растений.

Транспирация создает автоматичность водного тока: поступление воды в растение и испарение ее. Без транспирации растение не будет обеспечено водой, поскольку корневое давление подает незначительное количество ее. Транспирация способствует передвижению минеральных веществ в растении, которые поглощаются из почвы корнями. Кроме того, благодаря ей снижается температура растения. Без транспирации растения перегревались бы и различные физиологические и биохимические процессы не могли бы нормально происходить.

Для естественного функционирования растений, особенно в период их цветения и плодоношения, необходима достаточная насыщенность клеток водой. В определенной мере это обеспечивается транспирацией. Следовательно, это важный и необходимый физиологический процесс.

Транспирация характеризуется следующими показателями. Количество воды, испаряемой растением с единицы листовой поверхности в единицу времени, называется интенсивностью транспирации. Она может быть выражена в граммах на  $1 \text{ м}^2$  или  $1 \text{ см}^2$  за один час. Испаряемую воду можно отнести к массе листьев. Это также будет показателем интенсивности транспирации. Обычно для большинства растений она в среднем составляет  $15\text{--}250 \text{ г}$  на  $1 \text{ м}^2$  днем и  $1\text{--}20 \text{ г}$  на  $1 \text{ м}^2$  ночью. Интенсивность транспирации прямо пропорциональна разности между концентрацией водяного пара у испаряющей поверхности и содержанием его в атмосфере ( $\text{г/см}^3$ ), площади испаряющей поверхности и обратно пропорциональна сумме диффузионных сопротивлений:

$$Tr = \frac{\Delta C}{\Sigma r},$$

где  $Tr$  — интенсивность транспирации;  $\Delta C$  — градиент концентрации водяного пара между транспирирующей поверхностью и окружающим воздухом;  $\Sigma r$  — сумма диффузионных сопротивлений листа — пограничного слоя, устьичного и кутикулярного.

Сопротивление пограничного слоя ( $r_a$ ) у мелких листьев при отсутствии ветра достигает  $1 \text{ с/см}$ , у крупных —  $3 \text{ с/см}$ ; при скорости ветра около  $2 \text{ м/с}$  сопротивление составляет меньше

0,3 с/см. Устьичное диффузионное сопротивление ( $r_s$ ) зависит от степени открытия устьиц. У травянистых сельскохозяйственных растений оно находится в пределах 0,8—2 с/см. У листопадных деревьев, кустарников и большинства злаков минимальное диффузионное сопротивление листьев составляет 2—4 с/см, у тенелюбивых трав, степных злаков и вечнозеленых лиственных деревьев — 3—5, у хвойных и суккулентов — 6—12 с/см.

Кутикулярное сопротивление диффузии у большинства растений обычно равно 20—100 с/см, а у хвои с усиленной защитой от транспирации оно может достигать 400 с/см (В. Лархер).

Транспирация является физиологически регулируемым процессом. Изменением ширины устьичных отверстий растение регулирует водообмен и одновременно контролирует поступление  $\text{CO}_2$  в лист. Устьичная газопроводимость листа ( $1/r_s$  — величина, обратная устьичному сопротивлению) прямо пропорциональна площади устьичных щелей и возрастает с увеличением их ширины.

Скорость использования водного запаса характеризуется количеством затраченной растением воды в единицу времени и выражается в процентах к общему ее количеству в растении. Расход запаса воды в растении колеблется от 10 до 80%. Количество созданного сухого вещества на 1 кг транспирированной воды служит показателем продуктивности транспирации. Она характеризуется образованием 1—8 г (в среднем 3 г) сухого вещества при прохождении 1 кг воды.

Транспирационный коэффициент показывает, сколько воды растение затрачивает на построение единицы сухого вещества. Это величина, обратная продуктивности транспирации. Транспирационный коэффициент у растений находится в пределах 125—1000, а средний равен 300, т. е. на 1 т урожая затрачивается 300 т воды.

Условия выращивания растений оказывают большое влияние на величину транспирационного коэффициента. Исследования показали, что на удобренной почве растение расходует воду менее продуктивно, чем на удобренной. В последнем случае количество воды, необходимое для создания единицы сухого вещества растением пшеницы, уменьшилось почти в 2 раза. При большом содержании воды в растении и удобрении создается и большая масса урожая. Следовательно, при обеспечении растений питательными веществами они более продуктивно расходуют воду. При прямом солнечном свете на создание единицы сухой массы растение затрачивает наименьшее количество воды, а при рассеянном — намного больше, что объясняется слабой интенсивностью фотосинтеза.

*Устьичная транспирация.* Исследования анатомического строения листьев и других частей растения показали, что вода испаряется главным образом через устьица. Устьичная транспирация состоит из двух фаз: собственно испарения воды с по-

верхности влажных клеток мезофилла и диффузии через устьица водяного пара, образовавшегося в межклетниках. Процесс испарения воды осуществляется благодаря тому, что молекулы воды при наличии градиентов способны преодолевать силы натяжения и силы внутреннего сцепления частиц жидкости и, отрываясь от нее, переходить в виде пара в воздух.

Наблюдая этот процесс в сосудах разного диаметра, можно увидеть, что диффузия молекул в парообразном состоянии при этих условиях имеет особенности. Испарение воды возле краев сосуда малого диаметра более интенсивное, чем в средней части, потому что молекулы водяного пара здесь двигаются не только перпендикулярно, но и под некоторым углом — веерообразно, трение одних частиц воды о другие меньше, следовательно, испарение будет происходить быстрее. Оказывается, что вследствие этого меньшие площади испаряют воду сравнительно быстрее, чем большие.

И. Стефан и Б. И. Срезневский установили закономерность, согласно которой испарение из малых отверстий происходит пропорционально периметру, и предложили формулу

$$v = K4a \frac{F-f}{P},$$

где  $v$  — количество воды, испаряемой с единицы площади;  $K$  — коэффициент диффузии исследуемой жидкости;  $a$  — радиус испаряющей поверхности;  $F$  — упругость пара, который насыщает воздух при температуре испаряющей поверхности;  $f$  — фактическая упругость пара в воздухе;  $P$  — атмосферное давление.

Согласно этой формуле, из двух одинаковых по форме сосудов, например плоских чашек, диаметр которых различается в 2 раза, а площадь в 4 раза, большая чашка будет испарять лишь в 2 раза больше воды, чем меньшая.

Устьица составляют не более 1% всей площади листа. На 1 мм<sup>2</sup> листовой поверхности их насчитывается от 50 до 500 и более, в зависимости от вида и сорта растения и стороны листа. Каждое устьице можно представить в виде очень маленького сосулика. Поэтому несколько небольших отверстий в какой-либо перегородке будут пропускать пары воды быстрее, чем одно большое отверстие, равное им по диаметру. Таким образом, чем больше отношение периметра к площади (а оно тем больше, чем меньше диаметр), тем быстрее происходят испарение и диффузия. В этом случае большое значение имеет так называемый краевой эффект (рис. 16).

Если взять два сосуда одинакового диаметра, один оставить открытым, а другой покрыть перегородкой с мелкими отверстиями, то испарение и диффузия будут осуществляться более интенсивно во втором случае, поскольку величина испарения здесь пропорциональна диаметру мелких отверстий. По-

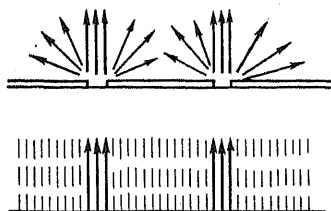


Рис. 16. Схема, объясняющая краевой эффект:

маленькие отверстия (*вверху*), например устьичная щель, имеют большее диффузионное поле, чем равная площадь открытой поверхности (по Э. Либберту).

этому транспирация с поверхности листа в количественном выражении приближается к испарению воды с открытой поверхности такой же площади. Сравнительное определение величины транспирации — так называемая относительная транспирация — у некоторых растений показало, что она составляет 0,9, а средняя — 0,4—0,5, т. е. транспирация листа соответствует испарению с половины открытой водной поверхности, равной площади листа.

**Устьичная регуляция транспирации.** У большинства растений устьица замыкаются клетками полулунной или бобовидной формы. У растений семейства Мятликовые (Злаковые) устьица замыкаются не бобовидными клетками, а продольными (рис. 17).

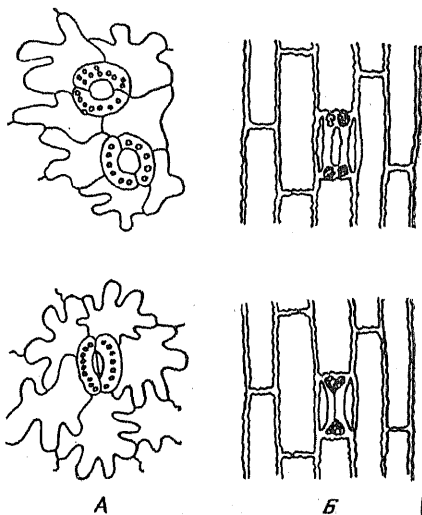
Устьица могут закрываться и открываться. Их движение обусловлено различными факторами. Необходимо указать на некоторые морфологические особенности строения клеток, замыкающих устьица. Оболочки замыкающих клеток, примыкающие к устьичным щелям, плотнее и толще. Основным фактором, обуславливающим движение устьиц, является содержание воды в листе. При достаточном ее количестве в растении устьица открыты. На свету они у большинства растений тоже открыты, а в темноте закрываются.

В клетках, замыкающих устьица, на свету крахмал превращается в сахар, а в темноте, наоборот, сахар переходит в крахмал. Сахар как осмотически действующее вещество способствует поглощению воды клетками, замыкающими устьица, и последние открываются. В темноте накапливается крахмал, поэтому поглощения воды не происходит и устьица закрываются. Движение устьиц регулируется комплексом факторов (температура, осмотическое давление, интенсивность освещения и качество света — длинноволновые и коротковолновые лучи, увлажнение и др.). При этом в зависимости от условий и вида растения сочетание внешних и внутренних факторов может быть разным.

Высказывается также предположение, что снижение обводненности листьев приводит в клетках, замыкающих устьица, к накоплению абсцизовой кислоты  $C_{15}H_{20}O_4$ , которая ингибирует синтез  $\alpha$ -амилазы. Гидролиз крахмала прекращается,



Рис. 17. Устьица в открытом (вверху) и закрытом (внизу) состоянии:  
А — двудольного растения; Б — злака.



вследствие чего снижается осмотическое давление и устьица закрываются.

Гистохимические исследования показали, что при уменьшении водного потенциала в замыкающих клетках устьиц листьев подсолнечника при сниженной водообеспеченности в условиях освещения пропорционально уменьшалось и содержание в них  $K^+$ , возросло сопротивление листьев воздуху, что указывало на закрывание устьиц. После дегидратации листьев устьица открывались только через несколько часов, когда  $K^+$  вновь поступал в клетки. Тургесцентные сегменты листьев, плавающие в растворе с добавлением абсцизовой кислоты (0,1 мМ), теряли  $K^+$  из замыкающих клеток, и устьица быстро и плотно закрывались, как и при подсушивании.

Следовательно, в условиях освещения при низком водном потенциале открытые устьица регулируется не только потерей воды тканями, но и потерей  $K^+$  в замыкающих клетках. Это, в свою очередь, уменьшает тургорный градиент между замыкающими и окружающими клетками, в результате чего устьица закрываются.

Таким образом, установлено влияние калия на степень раскрытия устьиц. Обнаружена положительная корреляция между концентрацией калия в замыкающих клетках устьиц и величиной устьичного отверстия. Считается, что анионами, обеспечивающими баланс калия в замыкающих клетках, являются малат и хлор.

Интересно отметить, что только при содержании калия в сухом веществе более 1% транспирационный коэффициент низкий, а эффективность использования воды высокая.

Снабжение растений достаточным количеством калия позволяет им противостоять водному стрессу благодаря механизму саморегуляции и уменьшению транспирации.

Движение устьиц связано также с изменением вязкости протопласта замыкающих клеток. Об этом свидетельствуют различные формы плазмолиза в них. При открытых устьицах

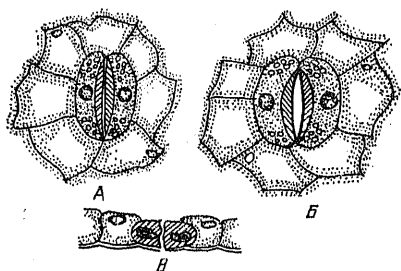


Рис. 18. Устьица яблони:  
А — в закрытом состоянии; Б — в открытом состоянии; В — поперечный разрез.

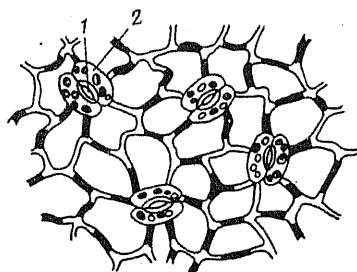


Рис. 19. Часть нижнего эпидермиса листа герани:  
1 — устьичная щель; 2 — замыкающая клетка.

плазмолиз имеет выпуклую форму, а при закрытых — судорожную.

Различают также устьичные движения: фотоактивную реакцию, если устьица на свету открываются, а в темноте закрываются; гидроактивную реакцию, когда устьица закрываются при сильной потере воды листом; гидропассивную реакцию, если, например, в дождливую погоду при насыщении клеток листа водой устьица закрываются. Это происходит при значительном увеличении объема эпидермиса клеток, сдавливающих устьичные клетки.

Общая поверхность межклетников в листе очень большая. У теневыносливых растений внутренняя поверхность межклетников превышает внешнюю в 7—10 раз, у гидрофитных растений — в 12—19, ксерофитных — в 17—30 раз. Благодаря большей испаряющей поверхности в межклетниках отмечается интенсивный выход водяного пара через устьица наружу.

У кукурузы на 1 см<sup>2</sup> нижнего эпидермиса листа насчитывается 7684 устьица, верхнего — 9300. Средняя площадь одного устьичного отверстия равна 89 мкм<sup>2</sup>. На одном растении кукурузы насчитывается около 104 100 000 устьиц. Такое большое их количество и обеспечивает интенсивную диффузию водяного пара и транспирацию.

**Периодичность устьичных движений и кутикулярная транспирация.** Исследованиями устьичных движений у разных растений установлено, что в ясную, но не очень сухую погоду у большинства растений устьица открываются на рассвете и устьичная щель достигает максимума в утренние часы, в полдень она начинает немного сужаться и закрывается во время захода солнца (рис. 18, 19). В пасмурную погоду устьица обычно открыты, но не так широко, как в ясную. В сухую же погоду они, как правило, открывшись утром, в 10—11 ч закрываются.

У разных растений устьица функционируют неодинаково.

Так, у картофеля, капусты, кормовой свеклы преобладает открытое состояние устьиц, и при достаточной водообеспеченности они не закрываются ни днем, ни ночью. У хлебных злаков они закрываются вечером и на протяжении ночи не открываются. У растений, которые имеют устьица на обеих сторонах листа, на верхней стороне они закрываются позже и на более короткий срок, возле верхушки листа устьица открываются раньше и закрываются позже, чем возле его основания.

Исследования В. Г. Карманова и С. Н. Мелешенко показали, что устьица могут быть более открытыми в тот момент, когда водоснабжение листа уменьшается, и менее открытыми, когда лист находится в достаточно тургесцентном состоянии. Это парадоксальное явление объясняется большей проницаемостью и скоростью водных токов по микрокапиллярам клеточных целлюлозных оболочек, чем через цитоплазму и вакуоли (трансвакуолярно).

В результате переноса микроскопических количеств воды по клеточным оболочкам возрастает содержание ее в клетках, замыкающих устьица, аперттура устьичных щелей увеличивается и транспирационные расходы воды также могут возрастать. Течения, которые создаются нижним двигателем водного тока, незначительны, и идут они главным образом по клеточным оболочкам, составляющим 10% объема ткани листа. Это пример механизма прямой связи между нижним и верхним двигателями водного тока в растении. Но существует и обратная связь: верхний двигатель—нижний двигатель водного тока, а именно аперттура устьичных щелей—фотосинтез—отток ассимилятов в корни—корневое давление.

**Внеустьичная транспирация.** Кроме устьичной, существует еще так называемая внеустьичная транспирация. Теряя значительное количество воды в процессе транспирации, растение обычно регулирует отдачу воды в соответствии с ее поступлением через корневую систему. Поэтому создание бездефицитного водного баланса, т. е. пропорциональности между расходом воды и ее поступлением,—одно из необходимых условий существования всех растений, особенно в условиях засухи.

Следует отметить, что уменьшение диаметра устьичной щели на 50—75% максимальной ее величины еще не влияет заметно на транспирацию.

Таким образом, роль устьичных движений в регулировании транспирации довольно незначительна. Лист покрыт сплошным слоем эпидермальных клеток, внешние стенки которых имеют кутикулу и малопроницаемы для воды и водяного пара. Если нижнюю сторону листа древесного растения, у которого здесь обычно расположены устьица, покрыть вазелином, то незначительная транспирация все же будет наблюдаться. Это и есть кутикулярная транспирация, она в 10—20 раз слабее устьичной.

У теневыносливых растений кутикулярная транспирация достигает значительных размеров — до 50%.

**Внеустычная регуляция транспирации** у растений заключается в задержке испарения или уменьшении содержания воды в оболочках клеток, выстилающих межклетники. Таким образом, недостаток воды в листьях вследствие большой транспирации или недостаточного поступления воды из почвы является причиной сокращения транспирации, которая не зависит от сужения устьичных щелей. Такое явление получило название **начинающегося подсыхания**.

**Водный баланс и завядание.** Одним из наиболее динамичных процессов в растении является водный обмен, который находится в тесной корреляции с другими процессами его жизнедеятельности. Водный баланс — это поступление и расходование воды растением. При умеренной транспирации и достаточном поступлении воды в растение создается благоприятный водный баланс. В ясный солнечный день это равновесие нарушается и в растении возникает водный дефицит, который обычно составляет 5—10%. Такой дефицит считается вполне нормальным и не приносит особого вреда растению.

При интенсивной транспирации или иссушении почвы, когда поступление воды в растение прекращается, происходит значительная потеря ее растительными клетками, которая не пополняется поглощением влаги из почвы, в результате чего создается водный дефицит, часто наблюдаемый у растений в наиболее жаркие часы суток. При водном дефиците листья теряют тургор, завядают, повисают.

Водный дефицит листьев можно определить по формуле

$$W = \left(1 - \frac{m}{m_1}\right) 100,$$

где  $W$  — водный дефицит, %;  $m$  — масса высушек до насыщения их водой;  $m_1$  — масса высушек после насыщения их водой; экспозиция насыщения 60 мин.

У некоторых растений, имеющих в органах большое количество механических тканей, например у бессмертника (род *Helichrysum*), внешний вид при водном дефиците, значительной потере воды и даже при гибели не изменяется.

Наблюдения показали, что обычно на рассвете внутренний градиент в растении и почве почти выравнивается, уравниваются водные потенциалы растения и почвы. В утренние часы, когда листья начинают транспирировать, водный потенциал становится несколько меньшим, чем на рассвете, однако поступление воды в растение начинается, когда создается необходимый градиент водных потенциалов от листьев к поверхности раздела корень — почва.

Завядание бывает временным и длительным.

Временное завядание отмечается обычно при сильной жаре и сухости воздуха. Часто в полдень можно наблюдать потерю тургесцентного состояния листьями многих растений. При временном завядании фотосинтез и рост приостанавливаются. Оно не приносит большого вреда: на протяжении ночи растение восстанавливает нормальное состояние.

Длительное завядание наступает, когда почва не содержит доступной для растений влаги. При этом тургесцентное состояние листьев не восстанавливается, создается остаточный водный дефицит, корневые волоски отмирают, вследствие чего даже после полива растений поглощение воды происходит очень медленно, и лишь с появлением новых корневых волосков водоснабжение приходит в норму. При длительном завядании обезвоживаются эмбриональные клетки тканей, что приводит к глубокому нарушению свойств протопласта и способности клеток к росту. Ферменты, регулирующие превращение крахмала в сахар, подвергаются изменениям необратимого характера. При длительном завядании протопласта изменяются свойства коллоидов: увеличивается проницаемость протопласта, и при погружении растения в воду наблюдается значительный экзоосмос электролитов и органических веществ. Плазмолиз в клетках таких тканей проходит быстро, уменьшается дисперсность биокolloидов. Кроме того, повреждаются зеленые пластиды, снижается их ассимиляционная способность, приостанавливается фотосинтезирующая активность растений, усиливается дыхание растительных тканей, а в период плодоношения задерживается налив зерна. Вода растущих частей растения оттягивается клетками к органам, имеющим более высокую концентрацию осмотически активных веществ. Именно этим и объясняется так называемый «захват» зерна, при котором вода из колоса перемещается в ткани листьев и стебля. Если растение находится некоторое время в завядшем состоянии в фазе молочной или восковой спелости, то зерно хлебных злаков становится щуплым, а у хлопчатника происходит сбрасывание бутонов и даже завязей.

У светлюбивых растений, например подсолнечника, кукурузы, может утрачиваться 25—30% имеющейся в них воды без внешних признаков завядания: клеточные оболочки у таких растений обладают способностью сильно растягиваться, что не отражается на их внешнем состоянии. У растений, произрастающих в тени, например под пологом леса, при потере 2—3% воды уже происходит завядание, так как их клеточные оболочки неспособны сильно растягиваться.

Длительное нарушение водного баланса у растений приводит к изменениям некоторых физиологических процессов. Завядание растений вследствие недостатка влаги вызывает нарушение нормального обмена веществ, изменяются осмотические

свойства, значительно увеличивается проницаемость цитоплазмы, возрастают сосущая сила, интенсивность дыхания, задерживаются процессы роста, уменьшаются листовая поверхность и ассимиляционная способность организма — все это приводит к резкому снижению урожайности.

Поэтому относительное содержание воды в растении, определяемое главным образом разностью между количеством влаги, расходуемой на транспирацию, и количеством влаги, поглощаемой корневой системой, что лежит в основе концепции водного баланса, является важным физиологическим показателем при описании состояния воды в растении и уровня стресса при засухе.

**Зимняя транспирация.** Травянистые многолетние растения почти не расходуют воду зимой, поскольку их органы (корни, клубни, корневища) защищены почвой и снежным покровом. Древесные породы обладают способностью противодействовать расходу воды, транспирации не только летом, но и зимой. Если принять за единицу расход воды годичным побегом лиственницы (*Larix sibirica*), то показатели транспирации древесных пород, выросших в одинаковых условиях, могут быть расположены в виде ряда увеличивающихся цифр. Чем дальше на север, тем больше древесные породы приближаются к лиственнице: зимой она транспирирует слабее.

У древесных пород имеется пробковый слой, который образуется обычно при созревании побега. Он защищает растение от транспирации, а не от мороза, как обычно считают. В этом можно легко убедиться, если на одном побеге бузины срезать кору вблизи от почек, а на втором также снять коровую паренхиму и место среза покрыть станиолью. Зимой через некоторое время почки, расположенные близко к срезу, погибнут, а на побеге, где срез был защищен станиолью, останутся живыми. Этот опыт наглядно иллюстрирует значение пробкового слоя у древесных растений в зимний период. Иглы хвойных пород покрыты толстым слоем кутикулы с налетом воска, в зимний период устьица в них всегда закрыты.

В клетках зимующих побегов происходят изменения, которые повышают сопротивление отдаче воды: уменьшается проницаемость протопласта, а также увеличивается количество связанной коллоидами воды.

Определение влажности игл и побегов хвойных пород (опыты Л. А. Иванова под Ленинградом) показало, что потеря влаги в зимний период составляет не более 3—5%, а у южных пород — 10—15%. Гибель от высыхания наблюдается только при потере около 50% влаги, которая содержалась в побеге. Высыхание в зимний период наблюдается главным образом у сеянцев. Это явление отмечается в восточной части СССР, где снежный покров небольшой и число солнечных дней значи-

тельное. Исследованиями Л. А. Иванова установлено, что в древесине пня после срезания кроны наблюдается повышение влажности. Причиной этого может быть только корневое давление. В том случае, когда были перерублены корни, увеличение влажности в тканях пня приостанавливалось. Установлено также, что влажность древесины у основания ствола всегда минимальная и возрастает возле кроны. Причиной этого является увеличение свободного пространства (пустот) в клетках древесины, а следовательно, и ее влагоемкости.

Зимняя транспирация происходит также у озимых хлебных злаков и многолетних трав.

### **ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ В РАСТЕНИИ**

Различные органы растения выполняют разные функции. Листья синтезируют органические вещества, поэтому в них должны постоянно поступать вода и минеральные вещества. Корни поглощают воду и минеральные вещества и нуждаются в притоке органических веществ для дыхания и роста. Цветки, плоды и растущие верхушки растений являются потребителями органических веществ, значительная часть которых откладывается в запас. Все это вызывает необходимость передвижения в растении воды и растворенных в ней веществ.

Вода и растворенные в ней вещества передвигаются в растении в основном двумя путями: путем диффузии и в виде потока. Диффузия воды и веществ осуществляется по градиенту концентрации и подчиняется закону Фика. Движение в виде потока происходит по градиенту гидростатического давления, по градиенту потока вода движется и через мембраны при наличии градиента осмотического или тургорного давления.

Такое передвижение наиболее ярко выражено у древесных растений. Исследования показали, что по стволу дерева вещества передвигаются в двух основных направлениях: от корней к листьям вверх движутся вода и минеральные вещества — восходящий поток; второй, несущий органические вещества вниз к корню, — нисходящий поток. Но органические вещества из листьев поступают не только в корневую систему, они движутся также к морфологической верхушке, цветкам и плодам. Поэтому нисходящий поток лучше назвать потоком пластических веществ.

В существовании двух потоков — восходящего и пластических веществ — можно убедиться на опыте, сущность которого заключается в следующем. Делают кольцевой надрез на стволе дерева или на одном из побегов первого или второго порядка. На побеге вырезают паренхиму коры кольцом шириной в несколько сантиметров. Чтобы избежать высыхания, место выреза обматывают тканью или замазывают садовым варом. Через

некоторое время над кольцом вследствие приостановки нисходящего потока образуется наплыв — каллус. Если кольцо не очень широкое, оно обычно срывается.

При образовании такого кольца растение некоторое время хорошо растет, тургесцентное состояние клеток остается нормальным, происходит передвижение воды и растворенных в ней веществ. Наплыв над кольцом образуется вследствие разрастания клеток коровой паренхимы и скопления в них пластических веществ — углеводов, органических кислот и др. Если кольцо достаточно широкое и не срывается, то пластические вещества не будут поступать в корневую систему, она истощится и дерево или побег погибнет.

Восходящий поток идет по сосудам и трахеидам, которые являются мертвыми полыми клетками и сами по себе не обладают сосущей или какой-либо иной силой, способной привести воду в движение. Вследствие вогнутости менисков в сосудах, представляющих собой капилляры, вода может подняться при их диаметре 0,1 мм не выше 30 см. Однако вода в древесных растениях поднимается на десятки метров, поэтому капиллярными силами, транспирацией и корневым давлением это объяснить нельзя.

Вода в сосудах как бы подвешена к испаряющим клеткам в виде тонких нитей. Нижним концом они упираются в сосуды в клетки корневых волосков. Непрерывность водных нитей обусловливается силами взаимного сцепления молекул воды и силами прилипания их к клеточным стенкам сосудов. О существовании водных нитей в растении свидетельствуют многочисленные факты и наблюдения, например уменьшение диаметра стеблей растений и стволов деревьев в результате интенсивной транспирации. Чтобы вода передвигалась вверх, испаряющие клетки должны иметь достаточную сосущую силу, которая в клетках листовой паренхимы бывает довольно большой (достигает 2—4 тыс. кПа и более). Одним из факторов, поддерживающих сосущую силу на высоком уровне, является непрерывная транспирация. Таким образом, движение воды по сосудам объясняется наличием в растении водных нитей, присасывающей силой транспирации и корневым давлением.

Сила сцепления молекул воды в растениях велика. Так, в клетках спорангиев папоротника она превышает 40 тыс. кПа. Исследованиями установлено, что этого вполне достаточно, чтобы не разорвались водные нити, которые заполняют сосудистые полости высокого дерева.

Прочное сцепление (когезия) между молекулами воды и прилипание (адгезия) их к гидрофильным стенкам клеток ксилемы предотвращает образование полостей (кавитацию) в находящемся в ксилеме растворе почти в любых условиях. Однако при сильном дефиците воды в отдельных трубках



ксилемы кавитация все же происходит. Убедиться в этом можно следующим образом: если к стволу дерева прижать чувствительный микрофон, то будет слышно потрескивание. Такие трубки ксилемы уже не восстанавливаются, но камбий может образовывать новые.

Силы сцепления молекул воды и присасывающее действие транспирации можно продемонстрировать на таком опыте. Гипсовый блок или ветку сосны герметично присоединяют каучуковой трубкой к пипетке, заполненной водой и погруженной в ртуть. Вода, испаряясь с поверхности гипсового блока или хвои, благодаря силам сцепления между молекулами ртути и воды тянет за собой ртуть, которая и будет подниматься по пипетке. Таким образом, присасывающее действие транспирации и силы сцепления воды в растении обуславливают движение ее на несколько десятков метров.

Вопрос об участии живых клеток древесины в движении воды в растении и связанные с этим явления изучены еще недостаточно. На основании ряда работ считали, что живые клетки древесины и древесной паренхимы имеют способность проталкивать через себя воду, засасывать ее, например, нижним концом и выделять верхним в сосуды, т. е. при этом как бы происходит пульсация воды в клетках. Предполагали, что такое передвижение воды с участием живых клеток идет в заболони — внешнем слое древесины, который прилегает к камбию. Однако дальнейшие исследования этого не подтвердили. Кроме того, считали, что существуют особые клапаны, которые также способствуют перемещению воды в растении. Исследования Е. Ф. Вотчала, изучавшего передвижение воды по стволу дерева, находившегося в горизонтальном положении, этого не подтвердили.

Некоторые исследователи (Т. Беннет-Кларк, Д. Биксон, Р. Гёбер и др.) важным фактором в регулировании водного баланса клеток считают электроосмос. Это — движение молекул воды, несущих электрический заряд вдоль поверхности раздела (например, по стенкам пор мембран). Электроосмотическое движение жидкости происходит в результате возникновения двойного электрического слоя на поверхности раздела жидкость — твердое тело. При погружении мембраны в раствор, содержащий электролиты, ее поверхность приобретает заряд (для естественных мембран обычно отрицательный), который возникает в результате процесса ионизации поверхности мембран или вследствие адсорбции ионов из раствора. Жидкость возле поверхности мембраны несет заряд, противоположный по знаку, и образует слой, обладающий подвижностью. Он обусловлен разностью потенциалов, вызванной наличием в растворе электролитов, соприкасающихся с мембраной.

Аномальное движение частиц может приводить к превышению наблюдаемого давления над осмотическим, обусловленному электроосмотическим потоком воды через поры мембраны. Для осуществления электроосмотического потока жидкости необходимо наличие проницаемой мембраны, имеющей систему пор различной величины; электролитов в соответствующих концентрациях по обе стороны мембраны; постоянной диффузии электролитов.

Абсолютная скорость передвижения воды по древесине у листовенных пород составляет  $20 \text{ см}^3$ , хвойных —  $5 \text{ см}^3$  на  $1 \text{ см}^2$  поперечного среза древесины в час. В опытах с мечеными атомами установлено, что скорость движения воды по ксилеме составляет 12—14 м/ч.

При перемещении воды по дереву по вертикали в гравитационном поле водный потенциал возрастает примерно на 1 бар до 10 м, так как известно, что гидростатическое давление 101,3 кПа может поддерживать столб ртути высотой 76 см или столб воды 10,3 м. Но вода в деревьях поднимается на 20—40 м и выше, что обуславливается преимущественно величиной сосущей силы транспирации и силами сцепления молекул воды.

Наблюдения показали, что в жаркое время дня имеющиеся в листьях запасы воды полностью обновляются приблизительно каждый час. Такой высокий уровень расхода влаги растением может быть обеспечен лишь при большой скорости движения ее по ткани.

Таким образом, благодаря верхнему (транспирация) и нижнему (корневое давление) двигателям водного потока и силам сцепления молекул в сосудах происходит передвижение и поднятие воды по растению на большую высоту. Путь, который проходит вода по растению, делится на две неравные части: первая — движение воды по сосудам и трахеидам (этот путь составляет от нескольких сантиметров до нескольких метров); вторая — движение водного потока по живым клеткам (его протяженность выражается в миллиметрах и даже долях миллиметра). Во вторую часть водного потока входят два коротких участка: первый — в корне, от корневого волоска до сосуда, находящегося в центральном цилиндре; второй — в листе, от жилок до испаряющих клеток мезофилла (рис. 20).

Движение воды по сосудам можно показать на таком примере. Букет цветов сохраняет свежесть, если вода будет свободно поступать в перерезанные сосуды. Поэтому, чтобы в стеблях не образовывались так называемые воздушные пробки, рекомендуется обрезать их на 5—10 см под водой.

По сосудам вода течет, как по полым трубкам, подчиняясь общим законам гидродинамики. В паренхимных клетках вода движется осмотическим путем, и передвижение ее в живых клетках значительно затруднено. Но основным двигателем вод-

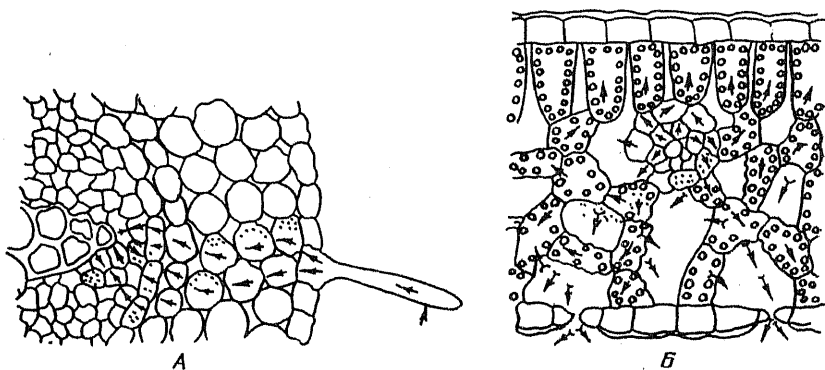


Рис. 20. Начальный и конечный отрезки пути водного потока в растении:

А — корень; Б — лист (простыми стрелками показан путь, который проходит вода, опенными — путь водяного пара).

ного потока в растениях является сосущая сила паренхимных клеток листьев, или присасывающее действие транспирации.

**О природе приспособительных реакций к недостатку воды у разных групп растений.** Транспирирующие органы — листья — характеризуются значительной пластичностью, в зависимости от условий произрастания в их строении наблюдаются довольно большие изменения. Даже листья одного растения при разных условиях водоснабжения и освещения имеют различия в анатомической структуре.

Установлены определенные закономерности в строении листьев в зависимости от расположения их на растении. В. Р. Заленский обнаружил изменения в анатомическом строении листьев по ярусам. Он установил, что у листьев верхнего яруса наблюдаются закономерные изменения в сторону усиления ксероморфизма, т. е. образуются структуры, повышающие засухоустойчивость этих листьев. Установленные им закономерности называют законом Заленского. Листья, расположенные в верхней части стебля, всегда отличаются от нижних, а именно: чем выше расположен лист на стебле, тем меньше размеры его клеток, тем больше на нем устьиц и меньше их размеры, больше волосков на единицу поверхности, гуще сеть проводящих пучков, сильнее развита палисадная ткань. Все эти признаки характеризуют ксерофиллю, т. е. образование структур, способствующих повышению засухоустойчивости.

С определенной анатомической структурой связаны и физиологические особенности, а именно: верхние листья отличаются более высокой ассимиляционной способностью и более интенсивной транспирацией. Концентрация сока в верхних листьях также более высокая, в связи с чем может происходить оттягивание воды верхними листьями от нижних, засыхание и

отмирание нижних листьев. Структура органов и тканей, обуславливающая повышение засухоустойчивости растений, называется ксероморфизмом. Отличительные особенности структуры листьев верхнего яруса объясняются тем, что они развиваются в условиях несколько затрудненного водоснабжения.

Физиологические причины ксероморфной структуры следует рассматривать как изменения цепи ферментативных реакций, вызванных недостатком воды и приводящих к торможению роста клеток в фазе растяжения.

Ксероморфная структура листьев растений вызывается тем, что дефицит воды проявляется прежде всего в период ранней приостановки роста эпидермиса — эпидермальных клеток. В нормальных условиях фаза растяжения приостанавливается вначале на нижнем мезофилле.

Для уравнивания баланса между поступлением и расходом воды в растении образовалась сложная система анатомо-физиологических приспособлений. Такие приспособления наблюдаются у ксерофитов, гигрофитов, мезофитов. Большой интерес в связи с этим представляют исследования Б. А. Келлера, который изучал анатомо-физиологические особенности у растений резко различающихся экологических групп, но близких между собой в систематическом отношении. Он исследовал многолетние травянистые растения (род *Asperula*) из семейства Мареновые. Одни из них были типичными степными растениями, а другие — теневыносливыми, лесными.

Степной вид ясенника колокольчиковидного (*Asperula glauca*) имеет сизые узкие иглообразные толстые листья с сильно развитой двуслойной палисадной паренхимой, края листьев немного загнуты вниз. Это типичный ксерофит, растущий на открытой местности в степной зоне или полупустынях. Второй вид — ясенник душистый (*Asperula odorata*) — характерен для влажных и очень тенистых участков лиственного леса; у растений этого вида широкая и тонкая пластинка, однослойная палисадная ткань, состоящая из укороченных и рыхлорасположенных клеток. Было проведено сравнительное изучение анатомического строения и интенсивности транспирации у обоих видов (табл. 4).

#### 4. Анатомическое строение и интенсивность транспирации у степных и лесных видов растений (по Н. А. Максиму)

Вид	Длина сети жилок листа, мм	Количество устьиц	Интенсивность транспирации, %
<i>Asperula glauca</i>	100	100	100
» <i>odorata</i>	30	14	45

Такие же исследования провел Б. А. Келлер с двумя видами подмаренника: весенним (*Galium verum*) и крестовидным (*Galium cruciata*). Полученные им данные также свидетельствуют о том, что условия произрастания оказывают большое влияние на анатомическую структуру и физиологические особенности растения. Если ксерофиты одновременно являются гелиофитами, то мезофиты и даже гигрофиты необязательно относятся к теневыносливым растениям.

При выращивании фасоли (опыт Н. А. Максимова) на различном расстоянии от источника света (электрическая лампа) было установлено, что у сильнее освещенных экземпляров устьиц на листе было приблизительно в 4 раза больше, чем у плохо освещенных, размеры клеток эпидермиса в 3—4 раза меньше и сеть жилок значительно гуще. Таким образом, степень освещенности и нагревания сильно влияет на анатомическое строение.

Н. А. Максимов проведенными исследованиями опроверг господствовавшие в физиологии того времени взгляды на засухоустойчивость как на биологически обоснованную потребность растения в недостаточном водоснабжении, как на сухолюбие. Его исследования показали, что засухоустойчивость следует понимать как приспособительное свойство растений переносить глубокое завядание с наименьшим вредом не только для данной особи, но и для всего вида.

Различие между стойкими и нестойкими к засухе растениями обусловлено характером тех изменений в обмене веществ, которые возникают у растения под влиянием обезвоживания. Так, уровень обводненности ткани у неустойчивых к засухе сортов пшеницы выше по сравнению с устойчивыми. Кроме того, у неустойчивых сортов наблюдается более высокий уровень гидролитического действия ферментов углеводного и белкового обменов. Однако эти признаки непостоянны и проявляются лишь в условиях полного насыщения водой, а при нарушении водоснабжения быстро утрачиваются. Результаты исследований показали, что приспособительные свойства у засухоустойчивых форм растений возникают под влиянием условий их существования.

## **ВЛИЯНИЕ ИЗБЫТКА ВОДЫ НА РАСТЕНИЕ**

Действие излишней воды на растение проявляется в ухудшении аэрации почвы, что приводит к прекращению аэробных и усилению анаэробных процессов. В почве накапливаются углекислый газ, органические кислоты, а также восстановленные продукты — органические и неорганические, многие из которых ядовиты для корней растений. На заболоченных почвах культурные растения обычно расти не могут. Чтобы сделать их при-

годными для выращивания сельскохозяйственных культур, применяют систему мелиоративных приемов, основой которой является снижение уровня подпочвенных вод, что обеспечивает лучшее проникновение кислорода в пахотный слой почвы.

С избыточным увлажнением почвы и воздуха связано полегание хлебов, которое наблюдается в дождливые годы и при искусственном орошении. К полеганию приводит нарушение правильного соотношения между надземной массой растения и прочностью нижней его части. Недостаточное утолщение соломины и слабое развитие в ней механических элементов обычно отмечается на влажных почвах, когда хлебные злаки чрезмерно кустятся и у них развивается больше листьев: происходит взаимное затенение, которое приводит к вытягиванию растений и недоразвитию механических тканей в стеблях. Избыточное азотное питание также может способствовать полеганию хлебов.

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОРОШЕНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Орошение позволяет получать самые высокие гарантированные урожаи, в 3—5 раз выше, чем в богарном земледелии. На орошаемое земледелие во всем мире приходится около 16% обрабатываемых земель, а продукции оно дает столько же, сколько неорошаемое (С. Д. Лысогоров).

Для подачи воды на поля и обеспечения посевов влагой используют следующие способы: дождевание, подпочвенное орошение, поверхностный полив.

Оросительную норму определяют, пользуясь уравнением водного баланса поля:

$$E = \alpha P + \Delta W + M,$$

где  $E$  — суммарное водопотребление растений (транспирация и испарение с поверхности почвы),  $\text{м}^3/\text{га}$ ;  $\alpha P$  — используемые растениями осадки,  $\text{м}^3/\text{га}$ ;  $\Delta W$  — используемые запасы воды из расчетного слоя почвы,  $\text{м}^3/\text{га}$ ;  $M$  — поливная норма,  $\text{м}^3/\text{га}$ .

Поливную норму ( $M$ ) определяют по формуле

$$M = \alpha H (\beta_{\text{пред}} - \beta_0) 100,$$

где  $\alpha$  — объемная масса почвы,  $\text{т}/\text{м}^3$ ;  $H$  — увлажняемый слой почвы;  $\beta_{\text{пред}}$  — предельная полевая (наименьшая) влагоемкость увлажняемого слоя почвы, %;  $\beta_0$  — влажность увлажняемого слоя почвы перед поливом, % массы сухой почвы.

Для наиболее эффективного использования воды при орошении очень важно определить и рационально распределять поливную норму в период вегетации культур и установить надежные и простые методы диагностики состояния водного режима растений. Многолетние исследования физиологии водного режима растений в нашей стране показали, что водопотребле-

ние растений зависит от их вида, сорта и фазы развития и что наиболее надежным ориентиром при определении потребности в воде должно служить физиологическое состояние самого растения. Установлено, например, что хлопчатник до цветения расходует 10—15% количества воды, необходимого ему в течение вегетации, в фазе цветения — 60—70 и в фазе созревания — 15—20%.

Для определения физиологического состояния и потребности растения в воде можно использовать следующие показатели: концентрацию и осмотическое давление клеточного сока, сосущую силу листьев, состояние устьичного аппарата.

Находящиеся во взаимосвязи процессы поступления и испарения воды в значительной мере обусловлены осмотическими показателями клеток различных органов растения. Изучение с помощью метода листовой диагностики водообеспеченности растений и концентрации клеточного сока в онтогенезе каждого листа и всего растения показало, что в ранние фазы развития градиент концентрации клеточного сока акропетальный, а начиная с фазы цветения — базипетальный. При этом непостоянство концентрации клеточного сока листьев в течение дня не сказывается на характере градиентов. Поэтому концентрация клеточного сока считается вполне пригодной для диагностики водообеспеченности растения (Л. Г. Добрунов).

Что касается степени открытия устьиц, то, по-видимому, этот признак может быть в меньшей мере использован для целей диагностики водообеспеченности растения.

Наблюдения показали, что движение воды по клеточным оболочкам, через протопласт и вакуоли идет с неодинаковой скоростью. По клеточным оболочкам вода движется с большей скоростью, чем через протопласт, преодолевая сопротивление внутриклеточных мембран, цитоплазмы, вакуолей. Таким образом, проницаемость клеточных стенок для воды гораздо выше проницаемости цитоплазмы, и устьица оказываются более открытыми при недостаточном водоснабжении листа и менее открытыми, когда лист более тургесцентен.

Исследованиями установлено, что тургесцентность листьев, стеблей, плодов определяется в основном интенсивностью транспирации и что изменения тургесцентности могут быть использованы для диагностики необходимости полива растений. Водный дефицит наиболее сильно сказывается на тургесцентности листьев и стеблей.

При ослаблении поглотительной деятельности корневой системы замедляется поступление воды в растение и повышается осмотическое давление в сосудах ксилемы, что приводит к уменьшению толщины стебля. Наблюдения показали, что интенсивная транспирация, увеличение концентрации питательного раствора или дефицит почвенной влаги вызывают сжатие

стволов деревьев и стеблей. Более высокое содержание легкообменной воды в стеблях по сравнению с другими органами растений позволяет признать, что изменение толщины стебля можно использовать как критерий водообеспеченности растений. На этом основана разработка блок-схемы установки для автоматического полива и управления водным режимом растений (С. С. Радченко).

В Институте физиологии и биохимии растений АН МССР разработан быстрый способ определения сроков полива по величине электрического сопротивления тканей листа плодовых растений. Установлена обратная зависимость между величиной электрического сопротивления тканей листьев яблони, влажностью почвы и содержанием воды в листьях и прямая — между электрическим сопротивлением, величиной сосущей силы, концентрацией клеточного сока и водным дефицитом. При электрическом сопротивлении тканей листьев в пределах 500—900 кОм плодовые растения хорошо обводнены и в поливе не нуждаются. При повышении электрического сопротивления до 1000—1500 кОм сад следует поливать (нижний предел для семечковых пород, верхний — для косточковых). Электрическое сопротивление 2000 кОм и выше является показателем наступления резкого дефицита воды в растениях. Сконструирован тестер со специальным датчиком для измерения электрического сопротивления листьев на дереве (М. Д. Кушниренко, Г. П. Курчатова).

Созданы эффективные подвижные дождевальные агрегаты, испытывается мелкодисперсный увлажнительный полив, или орошение туманом. В этих случаях капли могут быть размером от 1 мм (мелкий дождь) до 150 мкм (аэрозоль). Мелкодисперсное дождевание дает возможность сократить оросительные нормы в 2—5 и даже 10 раз, снизить в жаркие часы дня температуру воздуха, растений и листьев и тем самым повысить интенсивность фотосинтеза. Опыты показали, что такие увлажнительные поливы эффективны как при засухе, так и в жаркую погоду при достаточно влажной почве, когда в полуденные часы из-за перегрева листьев снижается продуктивность фотосинтеза и возрастает дыхание растений.

## **АНТИТРАНСПИРАНТЫ**

Получен ряд веществ, которые при опрыскивании ими растений значительно уменьшают транспирацию. Они называются **анти-транспирантами**.

Все вещества, применяемые как антитранспиранты, по механизму их действия можно разделить на две группы: вещества, вызывающие закрытие устьиц; вещества, которые образуют



на поверхности листьев пленки, создавая механическое препятствие для выхода в атмосферу водяных паров.

К первой группе относятся фенилмеркурацетат —  $C_8H_8HgO_2$ , додесенилсукцинат —  $CH_2-(CH)_n-CH=CH-CH_2-CHSOOH-CH_2COOH$ , абсцизовая кислота —  $C_{15}H_{20}O_4$ . Механизм действия препаратов этой группы заключается в том, что при нанесении слабых растворов ( $10^{-3}$ — $10^{-5}$  М) указанных веществ на листья уменьшается тургор замыкающих клеток и устьица закрываются. У листьев табака, кукурузы, топинамбура, сосны, обработанных  $10^{-4}$  М раствором фенилмеркурацетата, устьица были закрыты в течение 2 нед. Испытания додесенилсукцината и его производных и абсцизовой кислоты также показали их антитранспирационный эффект.

Ингибирование транспирации, а также фотосинтеза связано с повышением сопротивления устьиц диффузии водяных паров и углекислого газа. При увеличении сопротивления устьиц диффузии водяных паров транспирация может уменьшиться на 50%.

Вторая группа веществ — антитранспиранты пленочного типа — образует на поверхности листьев пленки разной толщины, начиная от мономолекулярных. К веществам этой группы относятся полимерные материалы: полиэтилен, полипропилен, полистирол, поливинилхлорид, натуральный или искусственный латекс.

Испытания показали, что пленочные антитранспиранты, уменьшая транспирацию больше чем на 50%, не оказывают отрицательного влияния на радиационный баланс листьев. При снижении активности транспирации интенсивность фотосинтеза не уменьшалась, и нет основания опасаться нарушения минерального питания. При действии антитранспирантов разница температуры между окружающей атмосферой и листьями составляла  $2,5$ — $5,5^\circ C$ , т. е. температура листьев была выше, амплитуда колебания температуры зависела от силы ветра (В. П. Дадыкин, А. Д. Потапова).

В СССР проведен ряд исследований с использованием пленочных антитранспирантов при пересадке саженцев древесных растений в облиственный состоянии. Установлено, что транспирация у обработанных растений сокращалась на 20—60% в течение 12—15 сут, приживаемость саженцев повышалась. При обработке посевов кормовой свеклы латексом и поливинилацетатной эмульсией была получена прибавка урожая корнеплодов. Таким образом, антитранспиранты, снижая транспирацию, способствуют более экономному расходованию влаги растением. В литературе имеются сведения, что антитранспиранты эффективны на хорошо увлажненной почве и не дают эффекта при недостатке влаги в ней.

## Вопросы для самоконтроля

1. Как происходят поглощение и выделение воды клеткой?
2. Что такое химический потенциал воды и водный потенциал клетки?
3. Каково значение диэлектрической проницаемости воды и неполярных жидкостей в клетке?
4. Какое биологическое значение имеет транспирация?
5. Что предотвращает разрыв водных нитей в ксилеме?
6. Каким образом низкий водный потенциал атмосферы обуславливает движение воды в системе почва — растение — атмосфера?
7. Какие физиологические показатели могут быть использованы для оптимизации водного режима растений?
8. Какие изменения наблюдаются у растений при адаптации к дефициту воды?
9. Каково значение осмотической работы, выполняемой биологическими мембранами у наземных растений?
10. При каком значении водного потенциала ( $\psi$ ) корневых клеток вода будет поступать в корни из почвы?
11. Каков механизм всасывающей и нагнетательной деятельности корневой системы?
12. Какие основные функции воды в регуляции роста и развития растений?

## ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез у растений — процесс, при котором происходят поглощение электромагнитной энергии солнца хлорофиллом и вспомогательными пигментами и превращение ее в химическую энергию, поглощение углекислого газа из атмосферы, восстановление его в органические соединения и выделение кислорода в атмосферу.

Синтезированные органические соединения служат основным источником энергии для биосферы. Таким образом, зеленые растения являются первоисточником существования и развития жизни на Земле.

Процесс синтеза органического вещества за счет углерода в живой природе осуществляется с помощью фотосинтеза растений, бактериального фотосинтеза и хемосинтеза.

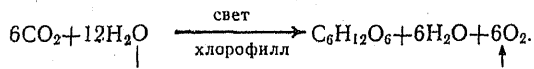
Фотосинтез растений мог возникнуть лишь на определенном этапе существования и развития жизни на Земле как дальнейшее усложнение и развитие менее совершенных форм фиксации углекислого газа. Очевидно, типы ассимиляции  $\text{CO}_2$  в процессе эволюции обмена веществ развивались от гетеротрофного к автотрофному (фотосинтезу) через хемотрофию, фоторедукцию. Углекислый газ, присоединяясь к какому-либо органическому радикалу, входит в состав карбоксильной группы, которая восстанавливается у гетеротрофов за счет энергии экзергонических реакций, а у автотрофов — за счет энергии солнца. Восстановленный углерод включается в обмен веществ и различные типы биосинтеза.

Фотосинтез — основной источник энергии, используемой человеком. Значительная ее часть (96%) употребляется с продуктами питания, в технике, быту, и лишь 4% принадлежит энергии рек, ветра (в приведенных данных не учтены атомная энергия и энергия радиоактивных элементов).

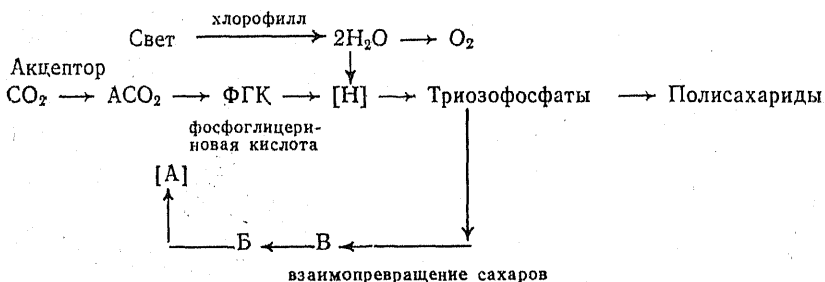
В растении образуются различные органические вещества — крахмал, белки, жиры и другие богатые энергией продукты, поэтому можно сказать, что в зеленом листе откладывается в запас солнечная энергия, трансформированная в различных органических продуктах. К. А. Тимирязев писал, что зеленый лист, или, вернее, микроскопическое зеленое зерно хлорофилла, является фокусом, точкой в мировом пространстве, в которую

с одного конца притекает энергия солнца, а с другого — берут начало все проявления жизни на Земле. Растение — настоящий Прометей, похитивший огонь с неба. Каждый луч солнца, не уловленный зеленой поверхностью поля, луга или леса, — это богатство, потерянное навсегда. В классических произведениях К. А. Тимирязева ярко показаны космическая роль зеленых растений, их борьба с рассеиванием энергии, энтропией.

Таким образом, фотосинтез является основным источником энергии на Земле. Процесс превращения солнечной энергии с помощью хлорофилла и с участием углекислого газа и воды в потенциальную химическую энергию впервые был назван фотосинтезом в 1877 г. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности зеленого растения — единственный процесс в биосфере, связанный с накоплением энергии от внешнего источника — солнца. Это явление природы составляет одно из основных звеньев биологического круговорота веществ. Обычно процесс фотосинтеза выражают элементарным уравнением



Углекислый газ поступает в растения из воздуха, превращаясь с помощью лучистой энергии солнца в сложные высокоэнергетические органические соединения, которыми питается животный мир. Животные, используя потенциальную энергию органических веществ, снова освобождают углекислый газ. Согласно современным представлениям, приведенное выше уравнение фотосинтеза можно изобразить в виде схемы:



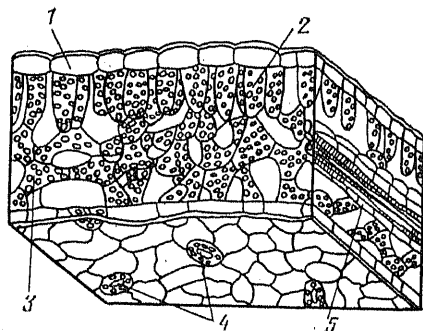
Следовательно, фотосинтез состоит из двух сопряженных систем реакций: окисления воды до кислорода и восстановления углекислого газа водородом воды до полисахаридов.

### ЛИСТ КАК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗА

Лист сверху и снизу покрыт бесцветной кожицей — малопроницаемой для газов кутикулой. Углекислый газ, который усваивается в процессе фотосинтеза, поступает в лист через устьица.

Рис. 21. Поперечный разрез листа подсолнечника:

1 — эпидермис; 2 — столбчатая паренхима;  
3 — губчатая паренхима; 4 — устьица; 5 — жилка.



На 1 см<sup>2</sup> поверхности листа на долю устьиц приходится лишь 1 мм<sup>2</sup>, остальная площадь — на непроницаемую кутикулу. Диффузия углекислого газа в лист происходит очень интенсивно. Например, 1 см<sup>2</sup> листовой поверхности катальпы поглощает 0,07 см<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> за 1 ч, а такая же поверхность раствора щелочи — 0,12—0,15 см<sup>3</sup>, или в 2 раза больше. Сумма диаметров устьиц значительно больше диаметра листа.

Для осуществления процесса фотосинтеза имеют значение особенности строения листа. К верхней стороне листа прилегает палисадная ткань, клетки которой расположены перпендикулярно, плотно соприкасаются друг с другом и содержат много хлоропластов. Палисадная паренхима является преимущественно ассимиляционной тканью. К нижнему эпидермису прилегает губчатая паренхима с рыхлорасположенными клетками и межклетниками. Это приспособление у растений служит для лучшего проникновения газов в клетки (рис. 21).

Чтобы процесс фотосинтеза проходил непрерывно, клетки должны быть достаточно насыщены водой. В таких условиях устьица до определенной степени открыты. При этом будут происходить транспирация, газообмен, снабжение листьев в достаточной мере углекислым газом, т. е. процесс фотосинтеза пойдет нормально.

Лист пронизан проводящими пучками, которые обеспечивают отток из него продуктов ассимиляции, что очень важно для нормального течения фотосинтеза, поскольку в клетках, переполненных продуктами ассимиляции, в частности крахмалом, фотосинтез угнетается и может совсем прекратиться.

## ХЛОРОПЛАСТЫ

В процессе фотосинтеза участвуют сложные биологические системы и структуры, которые препятствуют окислению образующихся восстановленных продуктов. Неустойчивые продукты фотосинтеза не окисляются, так как они разобщены на гетерогенных клеточных структурах и продукты восстановления углекислого газа отделены от кислорода, образующегося непрерывно при фотосинтезе. Это обуславливается сложными ультраструктурными особенностями клетки и ее органелл. Следовательно,

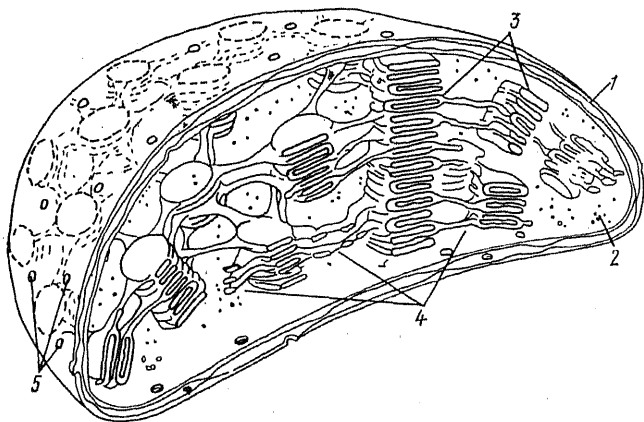


Рис. 22. Строение хлоропласта мезофилла листа кукурузы (модель — по А. М. Силаевой):

1 — оболочка из двух двойных мембран; 2 — строма; 3 — грани и тилакоиды; 4 — межгранальные тилакоиды; 5 — поры.

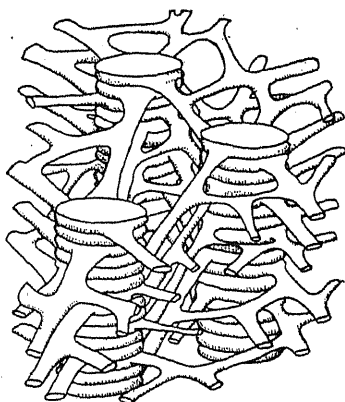
большая роль в фотосинтезе принадлежит структурным элементам хлоропласта, которые обеспечивают пространственную локализацию отдельных звеньев общего процесса.

Восстанавливать углекислый газ под влиянием солнечных лучей могут также и низшие растения, некоторые бактерии и сине-зеленые водоросли. В отличие от высших зеленых растений у бактерий фотосинтез осуществляется в анаэробных условиях без образования свободного кислорода. У фотосинтезирующих бактерий, как и у низших сине-зеленых водорослей, пластиды не найдены. Пигменты у этих организмов диффузно распределяются в протопласте. Следовательно, эволюция синтетических функций у растений была тесно связана с дифференциацией и развитием сложных пигментно-белково-липидных образований — хлоропластов (рис. 22).

К. А. Тимирязев отмечал, что, несмотря на разницу в почве и климате, зеленая окраска свойственна всем растениям земного шара. Она зависит от наличия зеленых пластид — хлоропластов.

Известно три вида пластид: зеленые — хлоропласты, желтые и оранжевые — хромопласты, бесцветные — лейкопласты. Современная наука рассматривает пластиды как орган, который развивается, имеет гетерогенную структуру и находится в диалектическом единстве с цитоплазмой — между ними осуществляется постоянный обмен веществ. Представление о гетерогенности хлоропластов, об их гранулярном строении, о сосредоточении хлорофилла в гранулах впервые было сформулировано в мировой литературе К. А. Тимирязевым в 1903 г. В настоящее

Рис. 23. Граны хлоропластов с соединительной системой (модель) (по Weier et al.).



время с помощью электронного микроскопа установлена тонкая ультраструктура хлоропластов.

Свободно взвешенный в цитоплазме хлоропласт высшего растения представляет собой тельце линзовидной или округлой формы диаметром 4—6 мкм и толщиной в средней части 2—5 мкм. Он отделен от цитоплазмы двухслойной липидно-белковой мембраной (оболочкой) толщиной около 20 нм, состоящей из двух электронно-плотных слоев толщиной каждый 5—7 нм.

Внутренность хлоропласта заполнена многокомпонентными биокolloидами — стромой. В бесцветной строме (матриксе) хлоропласта находится ламеллярная система, состоящая из образованных липидно-белковой мембраной небольших плоских и круглых мешочков — цистерн, или так называемых тилакоидов двух типов. Одни из них меньших размеров (диаметром 0,2—0,5 мкм и толщиной 20 нм) собраны в пачки, напоминающие столбики монет, — тилакоиды гран. Другие, большей площади, располагаются между тилакоидами гран и в межгранных участках стромы — тилакоиды стромы. Тилакоиды гран соединены между собой и с тилакоидами стромы сетью сплюснутых канальцев — спаек (рис. 23). Внутренние части полости тилакоидов гран и межгранальные тилакоиды представляют единую замкнутую фотосинтетическую внутримембранную полость, объединенную в единую фотоэнергетическую систему хлоропласта.

Грана полностью развитого хлоропласта состоит из 10—30 тилакоидов, число всех гран в хлоропласте 100—150. Поверхность фотосинтетических мембран, тилакоидов гран и стромы более чем в 10 раз превышает поверхность самого хлоропласта. В хлоропластах с гранальной структурой тилакоиды соответствуют диаметру гран (гранальные тилакоиды). Фотоактивная поверхность хлоропласта мезофилла кукурузы равна примерно 1000 мкм<sup>2</sup>, из них 750 мкм<sup>2</sup> приходится на мембраны гран и 250 мкм<sup>2</sup> — на мембраны межгранальных тилакоидов.

Исследования А. М. Силаевой, Вайер и других показали, что основной структурной единицей хлоропласта являются тилакоиды гран, соединенные между собой спайками-перемычками, расположенными по окружности тилакоида. Особая роль

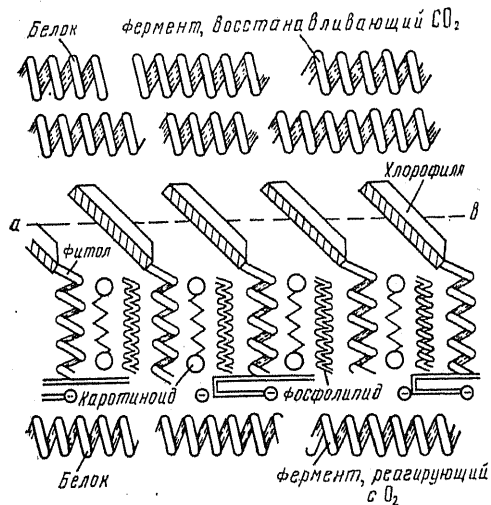


Рис. 24. Схематическое изображение гипотетического молекулярного строения ламелл хлоропластов (по М. Кальвину).

отводится концевым тилакоидам (дискам) грани, которые, будучи селективным фильтром, предохраняют грану от излишнего облучения или подают сигнал на изменение ориентации оси грани. При оптимальных условиях освещения оси гран обычно направлены радиально к более выпуклой стороне хлоропласта.

Тилакоиды стромы (межгранальные) бывают разной величины и формы: овальные и широкие ( $1,5-2,5 \times 0,3-0,5$  мкм) или вытянутые и узкие. Мембраны состоят из белка (50%) и липидов (50%). Три четверти липидов представлены тремя основными группами: галактолипидами, фосфолипидами и сульфолипидами.

В состав фотосинтетических мембран входят пигменты хлорофиллы и каротиноиды, погруженные в мембраны тилакоидов хлоропластов. В хлоропластах шпината содержится 6—8% хлорофилла и в тилакоидах — больше 10%. Из общего содержания зеленых пигментов  $\frac{3}{4}$  составляет хлорофилл *a* и  $\frac{1}{4}$  — хлорофилл *b*. Каротиноиды хлоропластов состоят на  $\frac{2}{3}$  из ксантофиллов и на  $\frac{1}{3}$  — из каротина. В хлоропластах табака пигменты содержатся в таких молярных отношениях — хлорофилл *a* : хлорофилл *b* : ксантофиллы : каротин — 9 : 3 : 4 : 2. Хлоропласты теневыносливых растений обычно превышают по размеру хлоропласты светолюбивых растений и содержат больше хлорофилла.

Принцип строения хлоропластов и система фотосинтетических мембран сходны у всех высших растений, у разных видов изменяются лишь диаметр, размер хлоропластов и количество ламелл в них. В более молодых клетках высших растений и водорослей содержатся ламеллярные хлоропласты без гранул. Ламеллы найдены у некоторых сине-зеленых водорослей, которые не имеют хлоропластов.

На рисунке 24 схематически изображена гипотетическая молекулярная структура ламеллы. На схеме показано расположение порфириновых ядер хлорофилла, толщина которых



0,35—0,4 нм. Они находятся под углом 35—40° к площади слоя ламелл и ферментов, катализирующих восстановление  $\text{CO}_2$ , и входят в водно-белковый комплекс ламеллы, тогда как фитольный остаток (фитол) молекулы хлорофилла, каротиноиды и ферментные системы, катализирующие процессы, связанные с выделением кислорода, включены в липондный слой ламеллы. Среднее расстояние между двумя соседними молекулами пигментов в ламелле равно 1 нм, что создает возможность энергетического взаимодействия между ними.

**О симбиотическом происхождении хлоропластов (гипотеза).** Древнейшие докембрийские представители жизни (более 1 млрд лет назад) — фотосинтезирующие прокариоты (сине-зеленые водоросли или бактерии) были захвачены гетеротрофными эукариотными клетками типа амебы. Такой альянс оказался плодотворным для обоих партнеров. Клетки хозяина перестали зависеть от поступления органических веществ извне, так как фотосинтезирующие прокариоты начали обильно снабжать их углеводами.

Другие прокариоты — аэробные бактерии — были захвачены клетками эукариотов, превратились в митохондрии и стали выполнять функцию дыхания. Вновь образовавшиеся эукариотические организмы получили возможность вести аэробный образ жизни, а симбионты, оказавшись в оптимальной физиологической среде, превратились в клеточные органеллы.

В результате такого симбиоза гетеротрофные эукариоты стали автотрофными, анаэробы превратились в аэробов, наступил качественно новый этап в эволюции органического мира.

Единственным предшественником хлоропластов (по мнению Л. Маргулис) могут быть сине-зеленые водоросли — цианеллы, которые в настоящее время относят к цианобактериям. У хлоропластов и сине-зеленых водорослей много общих черт. Они сходны по ультраструктуре и функциональной организации, морфологии и ультраструктуре ламелл, хлорофиллов *a* и *b*, ЭТЦ.

В заключение необходимо отметить, что приоритет рождения идеи о симбиотическом происхождении хлоропластов из цианелл принадлежит русской науке (академику А. С. Фаминцину и профессору Казанского университета К. С. Мережковскому), выдвинувшей в конце прошлого столетия гипотезу о родстве и аналогии цианелл с хлоропластами.

**Онтогенез хлоропластов.** Тонкая структура хлоропласта формируется в несколько этапов. На скорость изменения в строении и функциональную активность хлоропластов влияют интенсивность освещения, качество света, условия питания растения, скорость роста клетки или всего органа.

Первичная дифференциация пропластиды начинается с инвагинации внутренней мембраны и образования на свету ла-

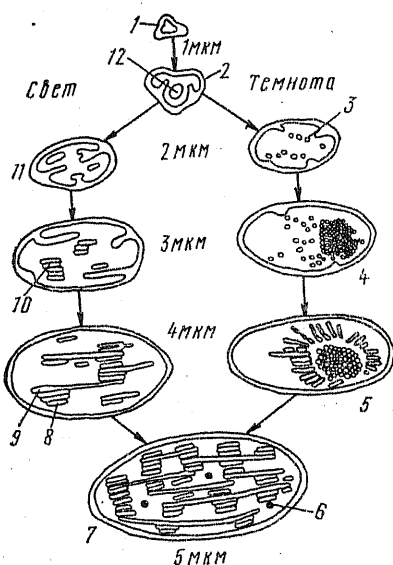


Рис. 25. Онтогенез хлоропластов (схема по А. Фрей-Висслингу и К. Мюлеталеру):

1 — инициальная частица; 2 — пропластида; 3 — образование пузырьков; 4 — проламеллярное тело; 5 — образование ламелл на свету; 6 — капля жира; 7 — хлоропласт; 8 — тилакоиды; 9 — ламелла строимы; 10 — граны; 11 — образование ламеллярной системы; 12 — крахмальное зерно.

меллярной системы, а в темноте — пузырьков и проламеллярного тела (рис. 25). Конечный этап дифференциации хлоропласта связан с образованием и накоплением хлорофилла.

Образование хлорофилла представляет собой фотохимическое восстановление протохлорофиллида, который может синтезироваться без света:

протохлорофиллид → хлорофиллид → хлорофилл. Образование тилакоидов фотосинтетических мембран связано, по-видимому, со специфической РНК и ферментными белками. Увеличение размеров пластид коррелирует с накоплением в них белка. Самообразования инициальных частиц никогда не наблюдается. Пластиды размножаются делением или почкованием после их дифференциации: поперечные перегородки или почки образуются из складок внутренних мембран пластид.

Длительный рост проростков в темноте служит преградой для развития ламеллярных структур в пластидах. Для формирования и полного развития ламеллярной структуры необходим хлорофилл, хотя начальные этапы формирования ламелл хлоропласта возможны без него. Хлорофилл и каротиноиды могут образовываться в хромолипидных глобулах хлоропластов, еще не имеющих ламеллярного строения.

Ламеллы в хлоропласте находятся в состоянии быстрого обновления — распада и воспроизведения. Накопление фотосинтезированного крахмала приводит к разрушению ламелл (например, у ели). После удаления его в хлоропластах начинается образование новых ламелл. Синтез и стабилизация каротиноидов могут осуществляться без ламелл. В хлоропластах, очевидно в глобулах, образуются каротиноиды, что можно наблюдать в желтых лепестках видов лютика.

**Химический состав хлоропластов.** С помощью центрифуги можно из гомогената клеток выделить хлоропласты и всесторонне их исследовать.

**5. Сравнительный химический состав хлоропластов и растворимой фракции цитоплазмы клеток листа шпината, % на сухое вещество**

Объект	Белки	Липиды	Зольные элементы	Остаток
Хлоропласты	53,2	30,9	11,7	4,2
Цитоплазма	90,7	0,5	3,1	5,7

Основную массу хлоропластов составляют белки и липиды. Кроме того, в их состав входят пигменты, отдельные элементы, нуклеиновые кислоты, углеводы и другие вещества (табл. 5). Хлоропласты содержат 75% воды и 10—15% сухого органического вещества. Около половины всей фракции липидов составляют жиры, 20% приходится на стеролы и 5% — на фосфатиды.

Интересно, что содержание зольных элементов в хлоропластах в 2,5 раза меньше, чем в листьях в целом. Но в хлоропластах сосредоточено до 80% всего имеющегося в тканях листьев железа, 65—70% цинка и около 50% меди. Это соответствует данным о содержании в пластидах большого количества ферментов клетки, в том числе протеидов, в состав которых входят железо и медь.

В хлоропластах содержится и комплекс витаминов. Однако аскорбиновой кислоты в них в 4—5 раз меньше, чем в листьях (в хлоропластах — 19 мг%, в листьях — 96 мг%). Жирорастворимых витаминов в пластидах значительно больше, чем в листьях: содержание каротина (провитамина А) в листьях люцерны — 0,053%, а в хлоропластах — 0,235%, витамина Е также больше в хлоропластах, чем в цитоплазме (в хлоропластах шпината — 0,08%, а в цитоплазме — 0,002%).

**Ферменты хлоропластов.** Установлено, что хлоропласты содержат сложный набор ферментов живой клетки. В них обнаружены оксидазы, цитохромоксидаза, инвертаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, фосфорилаза, фосфоглюкомутаза, протеаза, дегидрогеназы. Много ферментов находится в зеленых пластидах в связанном адсорбированном состоянии, причем характер и прочность этой связи зависят от ряда условий. Наиболее прочно связана с веществом пластид инвертаза, менее — пероксидаза и еще меньше — полифенолоксидаза и цитохромоксидаза.

Хлоропласты являются как бы «депо ферментов». Как показали исследования, пластиды (и хлоропласты в частности) являются центрами биохимических реакций в клетке.

**Пигменты хлоропластов.** В процессе фотосинтеза происходит поглощение света пигментами, сосредоточенными в хлоропластах. Пигменты зеленых растений играют важную роль в превращении лучистой энергии света в химическую. У автотрофных растений уменьшение количества пигментов приводит

к снижению интенсивности фотосинтеза. Все пигменты, встречающиеся в растениях, можно разделить на группы: хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины, флавоноидные пигменты.

К группе хлорофиллов относятся органические соединения, которые содержат четыре пиррольных кольца, связанных атомами магния, и имеют зеленую окраску: хлорофилл *a* —  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$  (молекулярная масса 893), хлорофилл *b* —  $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$  (молекулярная масса 907).

Кроме хлорофиллов *a* и *b*, растения содержат хлорофиллы *c* и *d*.

По спектральным данным хлорофилл *d* близок к протохлорофиллу  $C_{55}H_{70}O_5N_4Mg$ , а хлорофилл *c* не имеет остатка спирта фитола  $C_{20}H_{39}$ . Элементарный состав и структурные формулы их окончательно еще не установлены.

Высшие растения и зеленые водоросли содержат хлорофиллы *a* и *b*, бурые и диатомовые водоросли — хлорофиллы *a* и *c*, красные водоросли — хлорофиллы *a* и *d*.

В фотосинтезирующих бактериях присутствуют близкие аналоги хлорофилла — бактериохлорофиллы (известно четыре таких соединения), которые обуславливают их способность к фотосинтезу. Большинство пурпурных бактерий и зеленых серобактерий содержит бактериохлорофилл *a* —  $C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$  (молекулярная масса 911). Другие бактериохлорофиллы отличаются от него некоторыми особенностями. Так, в бактериохлорофилле *d* отсутствует циклопентановое кольцо, а хлорофилл *c* вместо фитольного остатка содержит фарнезильный остаток  $C_{15}H_{26}O$ .

К каротиноидам относится большое количество различных желтых и оранжевых пигментов (около 100). Важнейшими из них являются каротины (углеводороды) и ксантофиллы (кислородсодержащие каротиноиды);  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -каротины и ликопин имеют суммарную формулу  $C_{40}H_{56}$ . Каротин содержится во всех зеленых частях растений, корнях моркови, брюквы, батата, плодах абрикоса, персика, шиповника и др., ликопин — в плодах томата, шиповника, паслена и др.

Ксантофиллы —  $C_{40}H_{54}(OH)_2$ , или  $C_{40}H_{56}O_2$ , обнаружены в листьях и плодах растений. К ксантофиллам относится и фукоксантин  $C_{40}H_{56}O_6$ , который встречается в морских водорослях и является основным компонентом бурых и диатомовых водорослей.

Фикобилины — общее название пигментов красных и сине-зеленых водорослей, которое они получили вследствие близкого их сродства с пигментами желчи (bile — желчь). К ним относятся: фикоэритрин  $C_{34}H_{47}N_4O_8$  — характерный пигмент красных водорослей из семейства Rhodophyceae; фикоцианин  $C_{34}H_{42}N_4O_9$  — пигмент сине-зеленых водорослей из семейства Cyanoophyceae.

## 6. Участие пигментов хлоропластов в процессах жизнедеятельности растения

Пигмент	Фотосинтез	Фотопериодизм	Морфогенез	Ростовые процессы	Фототаксис	Тропизмы	Восприимчивость	Прорастание семян
Хлорофиллы	+	+	+	+	+	×	+	+
Каротиноиды	+	×	+	×	+	+	+	×

Примечание. × — возможное участие.

Хлорофиллы и каротиноиды участвуют во многих процессах жизнедеятельности растительного организма (табл. 6).

Таким образом, пигментная система хлоропластов выполняет разнообразные функции. Хлоропласты являются чувствительными органоидами растительной клетки. Они реагируют на действие многих факторов и могут служить индикаторами физиолого-биохимического состояния клетки.

**Хромопласты.** В отличие от хлоропластов эти пластиды менее исследованы. Установлено, что в их состав входят каротин (20—56%), липиды (58%), белки (22%) и РНК (3,3%). В хромопластах β-каротин превращается в эпоксиды. Хлоропласты могут превращаться в хромопласты; при этом в пластидах образуются окрашенные в желтый цвет капельки или обнаруживаются веретенообразные тела (например, в плодах рябины, шиповника) и другие мелкие образования в форме кристаллов. Строма дегенерирует, ламеллярная структура разрушается, сохраняется оболочка пластиды и образуются носители (глобулы, веретенообразные структуры и т. д.) ярко-желтых пигментов — каротиноидов, которые раньше называли хромофорами.

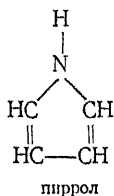
Следовательно, хромопласты — это пластиды, которые дегенерировали путем липофанероза (жирового перерождения пластид). Хромопласты — конечный продукт монотропного развития пластид. Тонкая структура хлоропластов распадается, ценные для растения соединения покидают стареющие ткани и используются для различных типов биосинтеза, а липиды и продукты распада хлорофилла — фитол — остаются на месте. Специфических функций, свойственных хромопластам, не обнаружено.

### ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ, ФИЗИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ХЛОРОФИЛЛОВ

Среди пигментов зеленого листа хлорофилл, по выражению Ч. Дарвина, — это, по-видимому, одно из интереснейших веществ во всем органическом мире.

Впервые зеленый пигмент был выделен из листьев растений в 1818 г. французскими учеными Ж. Пельтье и Ж. Каванту, которые назвали его хлорофиллом. Химическое изучение этого пигмента было начато в 1907 г. Р. Вильштеттером и продолжено Г. Фишером в 1929 г., который в 1940 г. предложил полную структурную формулу хлорофилла; наконец, в 1960 г. осуществлен синтез хлорофилла.

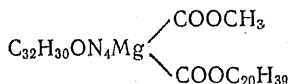
Все хлорофиллы являются магниевыми солями пиррола:



В центре молекулы хлорофилла находятся магний и четыре пиррольных кольца, соединенных друг с другом метиновыми мостиками (см. с. 161).

Хлорофиллы являются сложными эфирами дикарбоновой хлорофиллиновой кислоты  $\text{C}_{32}\text{H}_{30}\text{ON}_4\text{Mg}(\text{COOH})_2$  с двумя спиртами — фитолом ( $\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$ ) и метанолом ( $\text{CH}_3\text{OH}$ ).

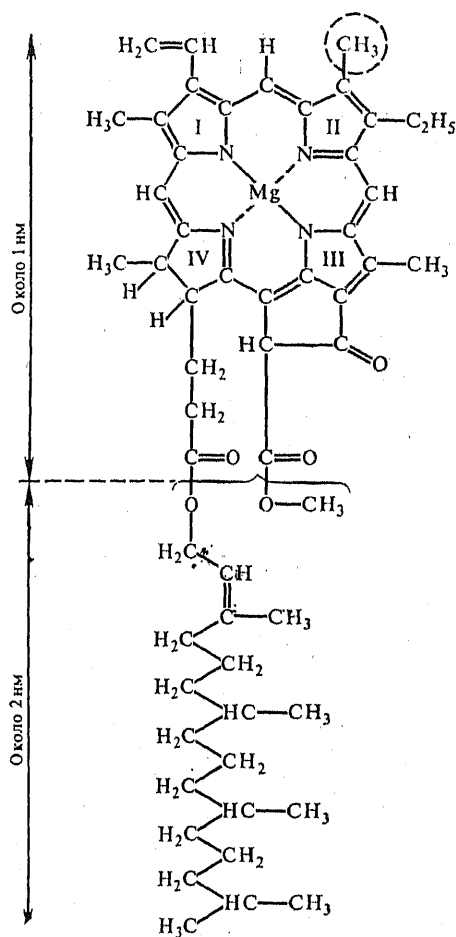
Поэтому суммарную формулу хлорофилла *a* —  $\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_5\text{N}_4\text{Mg}$  можно изобразить и так:



Таким образом, в карбоксильных группах водород замещен остатками метилового спирта ( $\text{CH}_3$ ) и фитола ( $\text{C}_{20}\text{H}_{39}$ ).

Важнейшей частью молекулы хлорофилла является центральное ядро. Оно состоит из четырех пиррольных пятичленных колец, соединенных между собой углеродными мостиками и образующих большое порфириновое ядро с атомами азота посередине, связанными с атомом магния. В молекуле хлорофилла имеется дополнительное циклопентановое кольцо, которое содержит карбонильную, а также карбоксильную группы, соединенные эфирной связью с метиловым спиртом. Наличие в порфириновом ядре конъюгированной по кругу системы десяти двойных связей и магния обуславливает характерный для хлорофилла зеленый цвет.

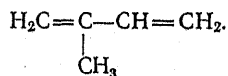
Хлорофилл *b* отличается от хлорофилла *a* только тем, что в его молекуле вместо метильной группы во втором пиррольном кольце содержится альдегидная группа  $\text{COH}$ . Хлорофилл *a* имеет сине-зеленую окраску, а хлорофилл *b* — светло-зеленую. Адсорбируются они в разных слоях хроматограммы, что свидетельствует о разных химических и физических свойствах.



Хлорофилл *a*

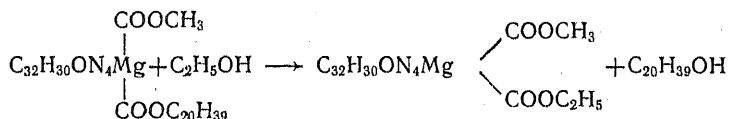
По современным представлениям, биосинтез хлорофилла *b* идет через хлорофилл *a*.

Спирт фитол по своей природе подобен пигменту каротину и является производным ненасыщенного углеводорода изопрена:



Остаток фитола в хлорофилле придает ему липоидные свойства, т. е. способность растворяться в жировых растворителях. Изопрен служит исходным веществом для различных терпенов, эфирных масел, фитола, каротиноидов, каучука, являющихся продуктом полимеризации его молекулы.

При настаивании зеленых листьев в этиловом спирте в клетках образуются зеленые кристаллы. Это этилхлорофиллид — продукт замещения остатка фитола  $C_{20}H_{39}$  в хлорофилле остатком этилового спирта  $C_2H_5$ :



Расщепление таких связей осуществляется ферментом из класса гидролаз — хлорофиллазой, способной действовать в концентрированных спиртовых растворах.

Молекула бактериохлорофилла отличается от хлорофилла тем, что вместо винильной группы ( $-\text{CH}=\text{CH}_2$ ) в первом пиррольном кольце находится ацильная группа ( $-\text{CO}-\text{CH}_3$ ) и гидрированы 3-й и 4-й атомы углерода (второе пиррольное кольцо).

По строению порфириновое ядро хлорофилла подобно активным группам некоторых важнейших дыхательных ферментов: пероксидазе, каталазе, цитохромоксидазе и гемину — красящему веществу крови. В состав этих ферментов и гемина крови также входят четыре пиррольных остатка, соединенных в виде порфиринового ядра, в центре которого находится железо. Сходство строения красящего вещества растений хлорофилла со строением гемина крови было впервые доказано одним из основоположников биохимии в России профессором экспериментальной медицины в Петербурге М. В. Ненцким и профессором Краковского университета Л. П. Мархлевским. В последние годы ряд исследователей обнаружили в клубеньках бобовых растений гемоглобин, в состав которого входит гемин, что свидетельствует о единстве растительного и животного мира.

**Флуоресценция.** Одно из важнейших свойств хлорофиллов — их ярко выраженная способность к флуоресценции, которая очень интенсивна в растворе и угнетена в хлорофилле, содержащемся в тканях листьев, пластидах. Известно, что флуоресценция — это свойство многих тел под влиянием падающего света, в свою очередь, излучать свет; при этом длина волны излучаемого света обычно больше длины волны возбуждающего света.

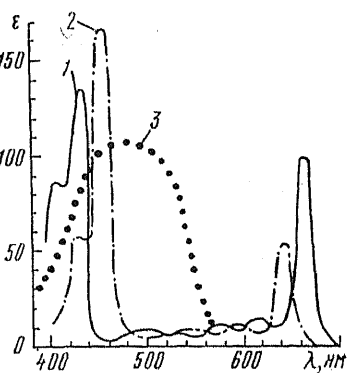
Если смотреть на раствор хлорофилла в лучах света, проходящих через него, то он кажется изумрудно-зеленым, если же рассматривать его в лучах отраженного света, то он приобретает красную окраску — это и есть явление флуоресценции.

Свойство вещества поглощать свет зависит от его атомного строения, и в первую очередь от расположения окружающих ядро электронов. При поглощении фотона атомом или моле-



Рис. 26. Спектры поглощения хлорофиллов и каротиноидов; на оси абсцисс — длина волны (нм), на оси ординат — коэффициент поглощения:

1 — хлорофилл *a*; 2 — хлорофилл *b*; 3 — каротиноиды.



кулой его энергия воспринимается одним из электронов, и атом или молекула переходит на уровень, более богатый энергией, — в возбужденное состояние. Возбудить атом или молекулу могут лишь фотоны определенной длины волны, поскольку процесс возбуждения молекулы имеет не непрерывный, а квантовый характер, т. е. энергия света поглощается определенными порциями, или квантами. Возбуждение молекулы светом происходит менее чем за  $10^{-15}$  с. Обычно возбужденные молекулы неустойчивы: время их жизни в возбужденном состоянии составляет в среднем  $10^{-9}$ — $10^{-8}$  с. Когда действие света прекращается, возбужденная молекула возвращается в начальное состояние с более низким уровнем энергии. Возвращение к основному состоянию сопровождается потерей энергии, которая была поглощена во время возбужденного состояния, она переходит в тепло или излучается в виде света. Излучение света в этом случае и называется флуоресценцией. Ослабление флуоресценции хлорофилла в живых тканях, очевидно, объясняется поглощением света флуоресценции самими пигментами.

Имеются данные, свидетельствующие о том, что флуоресценция изменяется с развитием растительного организма и зависит от его физиологических свойств. Способность хлорофиллов к интенсивной флуоресценции указывает на их значительную фотохимическую активность.

**Спектры поглощения пигментов.** Каждое химическое вещество имеет определенный спектр поглощения, который может захватывать видимый и невидимый участки спектра.

Хлорофиллы *a* и *b* различаются спектрами поглощения: у хлорофилла *b* по сравнению с хлорофиллом *a* полоса поглощения в красной области спектра несколько смещена в сторону коротковолновых лучей, а в сине-фиолетовой области максимум поглощения смещен в сторону длинноволновых, т. е. красных, лучей (рис. 26 и табл. 7).

С помощью дифференциальной спектрофотометрии установлено, что хлорофилл — это комплекс зеленых пигментов, компоненты которого имеют различные полосы поглощения в дальних красных и ближних инфракрасных лучах, а именно: 670,

## 7. Спектры поглощения пигментов

Тип пигмента	Характерные максимумы поглощения в органических растворителях, нм	Распространение
<b>Х л о р о ф и л л ы:</b>		
хлорофилл <i>a</i>	420, 660	Все высшие растения и водоросли
хлорофилл <i>b</i>	435, 643	Все высшие растения и зеленые водоросли
хлорофилл <i>c</i>	445, 625	Диатомовые и бурые водоросли
хлорофилл <i>d</i>	450, 690	Красные водоросли
<b>Бактериохлорофилл</b>	557, 773	Пурпурные серобактерии
<b>К а р о т и н о и д ы:</b>		
$\beta$ -каротин	425, 450, 480	Высшие растения и большинство водорослей
$\alpha$ -каротин	420, 440, 470	Большинство растений и некоторые водоросли
лютеин	425, 445, 475	Зеленые и красные водоросли и высшие растения
виолаксантин	425, 450, 475	Высшие растения
фукоксантин	425, 450, 475	Диатомовые и бурые водоросли
<b>Ф и к о б и л и н ы:</b>		
фикоэритрины	490, 546, 576	Красные водоросли и некоторые синие-зеленые водоросли (цианобактерии)
фикоцианы	618	Синие-зеленые водоросли и некоторые красные водоросли
аллофикоцианы	650	Синие-зеленые и красные водоросли

685, 705 и 720 нм. Вероятно, в хлоропластах есть несколько форм хлорофилла, имеющих различный характер связей белков с липидами, что влияет на его оптические свойства. В толстом слое хлорофилла зеленые лучи гаснут, и он приобретает вишнево-красную окраску.

Солнечные лучи имеют разную длину волны, из них глаз человека воспринимает как свет лишь лучи с длиной волны 390—760 нм. Цвет всякого тела, в том числе хлорофилла и желтых пигментов, зависит от лучей, дополнительных к поглощенным. Следовательно, зеленый цвет хлорофилла зависит от непоглощенных зеленых лучей. Но зеленый цвет растений не является чисто-зеленым. Это смесь зеленого с красным, в чем можно убедиться, если смотреть на зеленый ландшафт через синее стекло, которое поглощает зеленые лучи и пропускает часть красных. При этом можно увидеть фантастический ландшафт с кораллово-красными лугами и лесами.

Сложную смесь пигментов можно разделить с помощью реакции Крауса, основанной на их различной растворимости в

спирте и бензине. К спиртовой вытяжке хлорофилла необходимо добавить бензин, в который перейдет хлорофилл, в нижнем спиртовом слое будут содержаться ксантофиллы. Если в делительную воронку прибавить гидрат окиси калия, то он, попадая в нижний спиртовой слой, образует спиртовую щелочь, при взбалтывании жидкости произойдет омыление хлорофилла. В группах  $\text{COOCH}_3$  и  $\text{COOC}_{20}\text{H}_{39}$  место остатков метилового спирта и фитола займет калий, зеленый пигмент — производное хлорофилла — перейдет в нижний слой и смешается с ксантофиллами, а в верхнем слое останется только желтый пигмент — каротин; щелочные соли хлорофилла сохраняют цвет и флуоресценцию, поскольку центральное ядро молекулы хлорофилла не нарушено. Если с помощью кислоты вытеснить магний из молекулы хлорофилла и вместо него ввести водород, то образуется продукт бурой окраски — феофитин. Зеленую окраску можно восстановить, если вместо водорода ввести металл — медь, магний, железо, цинк.

При постепенном расщеплении молекулы хлорофилла образуются порфирины, которые уже не содержат магния, но сохраняют все четыре пиррольных кольца, связанных между собой метиновыми мостиками ( $-\text{CH}=\text{}$ ). Одним из близких к ядру по своему строению соединений является этиопорфирин, который можно получить из гемоглобина крови. Так устанавливается связь между двумя важнейшими пигментами органического мира — гемоглобином и хлорофиллом.

### **ХИМИЧЕСКИЕ И ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КАРОТИНОИДОВ, ИХ РОЛЬ В РАСТЕНИИ**

К. А. Тимирязев, исследуя роль и значение хлорофилла, его физические и химические свойства, обратил внимание на связанные с ним желтые пигменты — каротиноиды. Он писал, что ксантофилл — это вещество, которое появляется в этиолированных растениях раньше хлорофилла и сохраняется дольше в пожелтевших листьях. Несмотря на широкое распространение каротиноидов в природе и их важную роль, особенно каротина, для питания человека и животных, на желтые пигменты длительное время не обращали внимание при изучении обмена веществ в растении. Благодаря выдающимся работам К. А. Тимирязева, а также более поздним работам целой плеяды исследователей вопрос о роли хлоропластов и зеленого пигмента хлорофилла в основном решен. Этого нельзя сказать о каротиноидах, которые придают желтую или оранжевую окраску хромопластам и являются компонентами в пигментной системе хлоропластов.

Желтые пигменты — обязательные спутники зеленых пигментов, там, где обнаруживается хлорофилл, всегда имеются

каротиноиды. В красной морской глубоководной водоросли филлофоре содержатся красные, зеленые и желтые пигменты. Многим микроорганизмам, бактериям свойственны желтые пигменты. Каротиноиды широко распространены в природе, поэтому не случайно им придается большое значение при изучении фотосинтеза и других физиологических процессов.

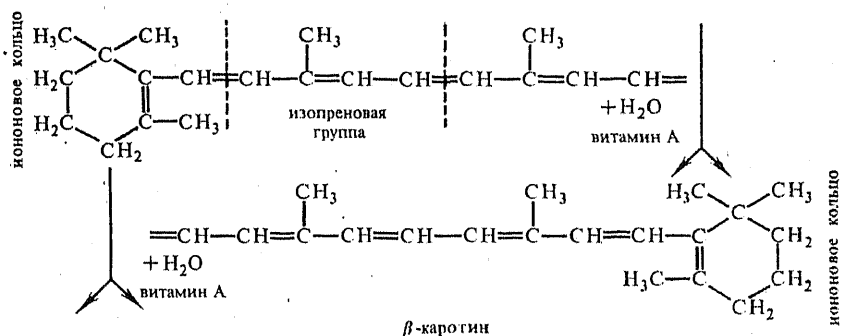
Каротиноиды подразделяются на две большие группы: бескислородные и окисленные. К первой относятся  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -каротин ( $C_{40}H_{56}$ ), являющиеся спутниками хлорофилла; ликопин ( $C_{40}H_{56}$ ), содержащийся в плодах томата, паслене, ягодах ландыша, цветках календулы; лепротин ( $C_{40}H_{56}$ ), выделенный из бактерий *Sarcina aurantiaca*. Ко второй группе относятся ксантофиллы, а именно: лютеин ( $C_{40}H_{56}O_2$ ), или дигидроксикаротин, — постоянный спутник каротина; криптоксантин ( $C_{40}H_{56}O$ ) — пигмент желтых зерен кукурузы, содержащийся также в кожуре мандаринов, в плодах дынного дерева и зародышах пшеницы; миксоксантин ( $C_{40}H_{54}O$ ) — характерный пигмент слизистых грибов (дает темно-фиолетовые кристаллы); фукоксантин ( $C_{40}H_{56}O_6$ ) — пигмент бурых водорослей; зеаксантин ( $C_{40}H_{56}O_2$ ) — желтый пигмент семян кукурузы; рубиксантин ( $C_{40}H_{56}O$ ) — изомер криптоксантина, содержится в плодах шиповника; капсорубин и капсантин ( $C_{40}H_{56}O_4$ ) — важнейший пигмент стручкового перца.

В коже спелых плодов испанского перца обнаружено до 100 индивидуальных пигментов каротиноидов.

Каротиноиды также подразделяются на группы по количеству углеродных атомов (с 40 углеродными атомами и меньше). К каротиноидам, содержащим менее 40 углеродных атомов, относятся оксисоединения: витамин А ( $C_{20}H_{30}O$ ), кроцетин — желтое красящее вещество шафрана, норбиксин и биксин, обнаруженные в семенах биксы анатовой (*Bixa orellana*), азафрин, найденный в растении *Escobedia*. Из каротиноидов животного происхождения известны: астазин — красящее вещество морского паука и морских звезд, эхиненол — выделен из половых желез морского ежа, ретинен — продукт распада зрительного пурпура млекопитающих, лютеин — пигмент яичного желтка птицы.

Одним из наиболее изученных и характерных представителей желтых пигментов — каротиноидов является каротин, открытый Ваккендродером в 1831 г. в моркови. Молекула  $\beta$ -каротина, распадаясь пополам, дает две молекулы витамина А (см. с. 167).

Каротин состоит из восьми остатков изопрена, из них четыре изопреновые группы замкнуты в два иононовых кольца; в ликопине иононовые кольца открыты. Наличие двойных связей в молекуле каротина обуславливает желтую окраску. При



введении в его молекулу по месту двойных связей водорода (гидрирование) окраска ослабевает; после присоединения восьми молекул водорода наступает полное обесцвечивание.

Чистый каротин — блестящие медно-красные кристаллы. Слабые растворы каротина и каротиноидов имеют желтый цвет, а концентрированные — оранжево-красный. Из-за большого количества двойных связей молекула каротина неустойчива. Каротиноиды легко разрушаются под действием высокой температуры, света и кислот. На воздухе каротин легко окисляется, поглощая много кислорода (до 40% своей массы). Чистый кристаллический каротин сохраняется неизменным только в атмосфере азота. Он растворяется в сероуглероде, жирах, бензине, бензоле, петролейном эфире и ледяной уксусной кислоте.

Исследования динамики растворимых углеводов, содержания каротиноидов в растении и опыты с мечеными атомами показали, что источником биосинтеза каротина являются сахара; продукты распада гексоз служат основой для синтеза каротиноидов и терпенов в растении.

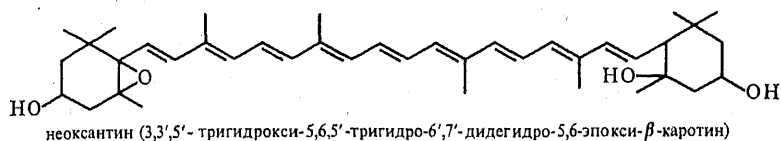
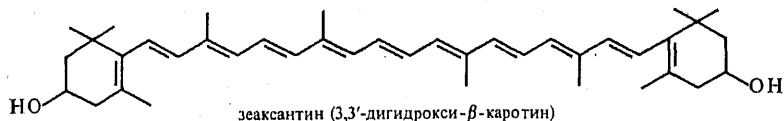
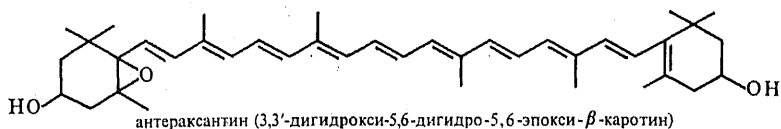
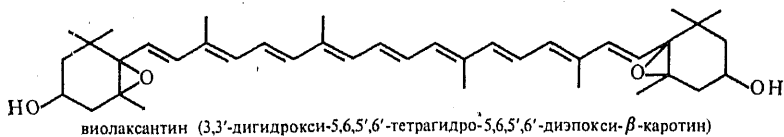
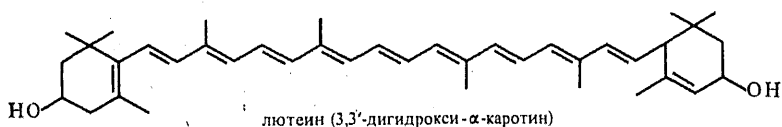
Биосинтез каротиноидов в растениях происходит по схеме: углеводы → пировиноградная кислота → ацетат → мевалоновая кислота → изопентенилпирофосфат (активный изопрен) → геранилпирофосфат → геранилгераниолпирофосфат → каротиноиды. Работы С. И. Лебедева и И. М. Алейникова показали, что реакции биосинтеза хлорофиллов и каротиноидов сопряжены. Исходным соединением для обеих групп пигментов является ацетил — КоА.

В хлоропластах содержатся зеленые пигменты — хлорофилл *a* и хлорофилл *b* и желтые пигменты — ксантофиллы и каротин. Обычно количественное отношение

$$\frac{\text{хлорофиллы}}{\text{каротиноиды}} = 3,$$

т. е. хлорофиллов в 3 раза больше, чем каротиноидов. Такое же соотношение наблюдается между ксантофиллами и кароти-

ном. В зеленых растениях наиболее распространены следующие ксантофиллы:



Хлорофилла в среднем содержится от 0,6 до 1,2% сухого вещества растения; количество же каротиноидов во взрослых и старых листьях многих растений составляет  $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$  содержания хлорофилла. Количество каротиноидов в растении составляет до 20 мг% на сухое вещество. Содержание каротина в растении редко превышает 200—300 мг на 1 кг сырого вещества. В онтогенезе оно изменяется: обычно в листьях и других органах количество желтых пигментов до периода бутонизации—цветения увеличивается, а в конце вегетационного периода уменьшается.

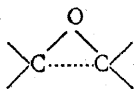
Плоды отдельных растений содержат значительное количество каротиноидов. Так, в зеленых плодах абрикоса содержание каротина составляет 7 мг%, а в зрелых—до 35 мг%. В период полного созревания плодов обнаруживается больше каротина и меньше окисленных форм. Очень много каротина в плодах облепихи, рябины и других растений. Больше всего его содержится в подземных органах моркови и батата; в картофеле, сахарной свекле обнаружены лишь следы каротиноидов.

Каротиноиды участвуют в окислительно-восстановительных процессах. Так, кроцин, который хорошо растворяется в воде, является гликозидом дисахарида гентиобиозы и каротиноида кроцетина, легко может мигрировать в растении. Кроме того, наблюдениями подтверждается участие каротиноидов в процессах фотосинтеза вместе с зелеными пигментами; установлено, что в красной части спектра почти вся лучистая энергия поглощается хлорофиллом, а в синей — каротиноидами (20—30%). Одна из функций каротиноидов — защита хлорофилла от фотосенсибилизированного окисления.

Каротин обладает способностью энергично присоединять кислород и передавать его на другие биохимические реакции. Обнаружена аэробная чувствительность хлорофилла проростков мутанта кукурузы, у которого вместо каротиноидов содержались бесцветные полиены и фитоены, к действию света (по Н. Кринскому). В других работах выявлено, что при добавлении к ацетоновому раствору хлорофилла  $\beta$ -каротина тормозится фотоокисление хлорофилла в аэробных условиях.

Каротиноиды могут полностью затормозить реакцию фотовосстановления хлорофилла в анаэробных условиях в присутствии аскорбиновой кислоты в растворе, причем эффект торможения зависит от содержания кислорода в молекуле каротиноида. Установлен также триплет-триплетный перенос энергии от хлорофилла к  $\beta$ -каротину. Каротиноиды, по-видимому, являются химическим буфером, образуя на свету в присутствии кислорода эпоксикаротиноиды (например, зеаксантин  $\rightarrow$  антераксантин), и защищают хлорофилл от фотоокисления.

Светоиндуцированные взаимопревращения ксантофиллов получили название «виолаксантиновый цикл». Широко распространены в растениях реакции образования кислородных производных каротиноидов — эпоксиформ, играющих существенную роль в обмене веществ. Д. И. Сапожников установил, что при затенении листьев образуются более окисленные формы каротиноидов — эпоксикаротиноиды, которые при освещении восстанавливаются в дигидроксикаротиноиды. Он выдвинул гипотезу, согласно которой цикл виолаксантин — зеаксантин может осуществляться путем фотосинтетического выделения кислорода, и образование эпоксидных групп



идет за счет кислорода воды. Специальными опытами автор показал, что пигмент виолаксантин служит переносчиком кислорода от воды к молекулярному кислороду. По его заключению, фотовосстановление эпоксидной группы приводит к образованию воды, а фотоокисление ее — к образованию молекуляр-

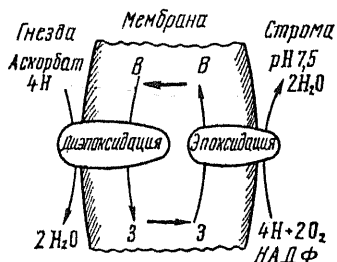


Рис. 27. Трансмембранная модель ксантофиллового цикла:

В — виолаксантин; З — зеаксантин (интермедиатор антраксантин не показан).

ного кислорода. Эти механизмы транспортировки кислорода предохраняют фотосинтетический аппарат от образования в нем перекисей.

Одновременно выявлен механизм фотофосфорилирования с участием эпоксикаротиноидов, выполняющих роль акцепторов гидроксильных групп от ортофосфата. Механизм этот сопряжен с переносом протонов по пути транспортировки электронов в системе фотофосфорилирования (А. А. Ясников и др.).

Сиферман и Яомото представляют ксантофилловый цикл в виде следующей схемы (рис. 27).

Диэпоксидация происходит в гнездах мембраны тилакоида, а эпоксидация — с участием стромы. Согласно схеме, оборот цикла требует миграции каротиноидов от одной стороны мембраны тилакоида к другой по типу челнока внутри липофильной сердцевины мембраны. Один оборот цикла осуществляется в результате восстановления двух молекул кислорода с образованием воды, сопровождающегося окислением НАДФ и аскорбата. Оборот цикла зависит от pH, создающей протонный насос, и уровней НАДФ, кислорода и аскорбата, продуктов процесса фотосинтеза.

По заключению Сифермана и Яомото, ксантофилловый цикл является регуляционной фотосинтетической системой, функционирование которой влияет на свойства мембран хлоропластов.

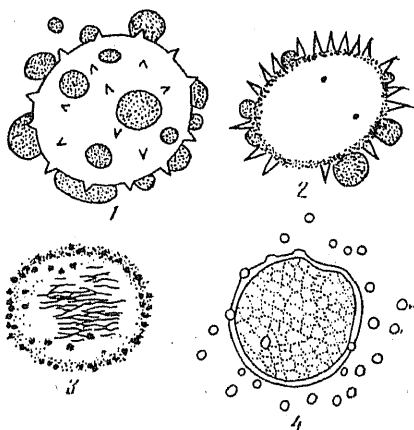
Каротиноиды играют важную роль в генеративных процессах в растениях. Пыльца, рыльце, пестик и цветоложе некоторых растений содержат относительно большое количество их. Пыльца многих растений имеет желтую окраску, что обусловлено присутствием в ее поверхностном слое (в экзине) каротиноидов (рис. 28). В пыльце каротин обычно связан с липидами, которые предохраняют его от окисления кислородом воздуха и распада, а каротин, в свою очередь, инактивирует липазу и протеиназу, препятствуя распаду жиров и белков. В пыльце многих растений содержится витамин Е, который также препятствует окислению каротина и витамина А кислородом воздуха. Таким образом, в пыльце процессы интенсивного обмена веществ подавлены.

У подсолнечника или тыквы каротиноиды, содержащиеся в экзине, попадая с пыльцевыми зернами на рыльце, проникают в ткани рыльца и пестика, где способствуют лучшему прорас-



Рис. 28. Сползание пигментов с пыльцевых зерен (по С. И. Лебедеву):

1 — тыква; 2 — подсолнечник; 3 — желтая акация; 4 — бузина.



танию пыльцы. Опыты с проращиванием пыльцы, обесцвеченной с помощью растворов желтых пигментов (масел), показали, что такая пыльца прорастает хуже. Все это свидетельствует о важной роли желтых пигментов каротиноидов в процессе оплодотворения (С. И. Лебедев).

Экспериментально доказано положительное влияние каротиноидов на рост корней.

Следовательно, каротиноиды как спутники хлорофилла участвуют в поглощении и превращении квантов света в химическую энергию, а также являются компонентами биосинтеза молекулы хлорофилла, в частности ее гидрофобной части — фитола. Как соединения типа оксидаз каротиноиды принимают участие в окислительно-восстановительных реакциях клеток.

Таким образом, можно заключить, что в зеленых растениях каротиноиды выполняют две основные функции: 1) поглощают свет в желто-зеленой части спектра, где хлорофилл неэффективен, и передают энергию на хлорофиллы; 2) выполняют функцию фотопротекторов, защищая клетки и ткани от вредного действия видимой радиации и кислорода.

В ранний период истории Земли в восстановленной атмосфере каротиноиды служили в качестве светособирающих пигментов, но постепенно эта функция теряла значение, и по мере изменения свойств атмосферы и эволюции фотосинтезирующих растений фотопротекторная функция каротиноидов стала более значимой.

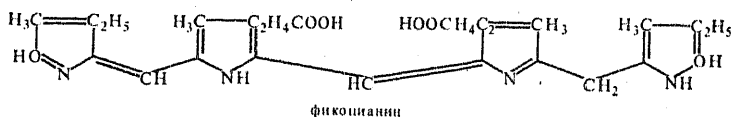
В настоящее время обе эти функции контролируют поток энергии от хлорофиллов или к хлорофиллам соответственно при высокой или низкой интенсивности света.

## ФИКОБИЛИНЫ

К фикобилинам относятся фикоэритрин ( $C_{34}H_{47}N_4O_8$ ) и фикоцианин ( $C_{34}H_{42}N_4O_9$ ) — пигменты красных и сине-зеленых водорослей. Фикоцианин — это окисленная форма фикоэритрина. Оба пигмента сопутствуют хлорофиллу, нерастворимы в органических растворителях, но после растирания листьев

и автолиза их легко вымываются водой. Растворы фикобилин-ов флуоресцируют.

Фикобилины — сложные белки, основу небелковой части которых составляет цепочка из четырех пиррольных колец, соединенных метиленовыми и метиновыми мостиками:



В молекуле хлорофилла четыре пиррольных кольца соединены в порфириновое ядро, а у фикобилинов эти кольца находятся в состоянии открытой цепи без металла. Пигменты фикоэритрин и фикоцианин прочно связаны с белком; эту связь можно нарушить кипячением с кислотами либо с помощью пепсина желудочного сока.

Спектры поглощения фикоцианина и фикоэритрина близки, максимум адсорбции приходится на зеленую и желтую части спектров, т. е. они расположены между двумя полосами поглощения хлорофилла (рис. 29).

Значение красных пигментов фикобилинов в жизни водорослей заключается в следующем. Солнечный свет при прохождении через воду вследствие избирательного поглощения обедняется красными лучами, поэтому добавление к хлорофиллу фикобилинов, поглощающих желтые и зеленые лучи, можно рассматривать как целесообразное приспособление. Очевидно, улавливаемая фикобилинами лучистая энергия передается хлорофиллу. Следует отметить, что у первичных морских водорослей состав пигментов наиболее разнообразен. Например, глубоководная водоросль филлофора содержит хлорофилл, красные пигменты — фикобилины, которые маскируют зеленую окраску, и желтые пигменты — каротиноиды.

Флуоресценция фикоэритрина и фикоцианина свидетельствует об их высокой оптической чувствительности.

Несмотря на такое разнообразие пигментов, хлорофилл в процессе эволюции занял первое место в борьбе за завоевание суши. Таким образом, оптические свойства хлорофилла следует рассматривать как результат исторического процесса приспособления наземных растений к использованию солнечной радиации.

## СОСТОЯНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ЖИВЫХ ПЛАСТИДАХ

В живых пластидах хлорофилл находится в связанном с белками состоянии. Это впервые было установлено исследованиями М. С. Цвета и В. Н. Любименко, которые назвали такой комплекс хлороглобином. Связь хлорофилла с белками в жи-

вой клетке подтверждается тем, что его трудно получить из высушенных листьев, так как в присутствии воды происходит гидролитический распад соединений хлорофилла с белками, отделение белков от пигментов. После этого пигмент становится растворимым в спирте, бензине и других растворителях. Работы А. Н. Теренина и А. А. Красновского показали, что хлорофилл в листе находится в состояниях агрегации и адсорбции; это зависит от внешних и внутренних условий деятельности хлоропласта.

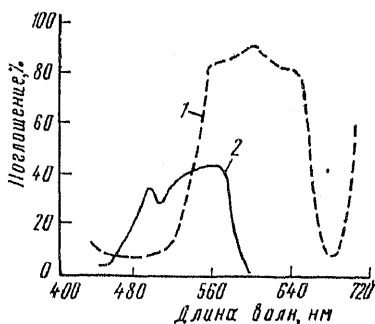


Рис. 29. Спектры поглощения фикоцианина (1) и фикоэритрина (2).

Одним из наиболее обоснованных доказательств особого состояния пигментов в живой клетке является расхождение их оптических свойств со свойствами раствора тех же пигментов. Максимум поглощения света хлорофиллом и другими пигментами в живой клетке сильно смещен в длинноволновую область по сравнению с максимумом поглощения его пигментами, находящимися в растворе. Установлено, что фотохимическая активность хлорофилла в растворе изменяется параллельно со способностями к флуоресценции, максимальное проявление которой, как правило, указывает на мономолекулярную дисперсность. В листе хлорофилл частично находится во флуоресцирующей мономолекулярной форме. Менее прочно связан с белками хлорофилл молодых листьев. Установлена также способность белков хлоропластов связывать хлорофилл тем больше, чем выше степень их восстановления. Экспериментально доказано, что восстановление белковых препаратов водородом приводило к повышению их способности связывать хлорофилл.

На основании наблюдений за окраской растительных органов можно сделать вывод о значительных изменениях содержания пигментов в онтогенезе растений: количество хлорофилла и каротиноидов постепенно увеличивается до цветения и уменьшается к концу вегетации.

Ф. В. Турчиным и другими исследователями доказано, что в живых листьях происходит обновление хлорофилла. Скорость этого процесса может быть различной. В большой мере она зависит от особенностей растения. Значительное влияние на нее оказывают внешние условия и физиологическое состояние ткани. В онтогенезе наблюдается постепенное замедление процесса обновления хлорофилла, на который влияют условия освещения, температуры и минерального питания. С помощью

меченого азота установлено, что у всходов овса за первые сутки обновляется 26,5%, а за трое суток — 95% хлорофилла, у 25-дневных растений овса за двое суток отмечается обновление 39,7, а во время колошения — лишь 25% хлорофилла. При недостатке калия у молодых растений овса количество обновленного хлорофилла снизилось за двое суток до 34%, а при достаточном количестве этого элемента обновилось до 57,5%.

Синтезу молекулы хлорофилла в клетке растения предшествует ряд реакций, которые изучены еще недостаточно. Значительная часть реакций этого типа происходит в растении даже в тех условиях, когда оно еще не приобрело зеленой окраски.

Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко установили, что в этиолированных проростках, которые не зеленеют в темноте (известны растения, проростки которых зеленеют в темноте), образуется своеобразный пигмент, имеющий некоторое сходство с хлорофиллом. Содержание этого пигмента очень незначительно, и присутствие его можно установить лишь спектроскопическим методом.

К. А. Тимирязев, а позже Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко высказали предположение о существовании в этиолированных растениях пигмента — предшественника хлорофилла, превращающегося под действием света в хлорофилл. К. А. Тимирязев дал ему название протофиллин, а Н. А. Монтеверде — протохлорофилл (голохром). Однако Г. Рудольф и ряд других исследователей пришли к выводу, что пигмент, содержащийся в этиолированных проростках, нельзя полностью признать предшественником хлорофилла, что одновременно с процессом накопления хлорофиллов уменьшения количества протохлорофилла иногда не происходит. У этиолированных растений, выставленных на свет, в первый момент из зеленых пигментов появляется лишь хлорофиллид  $a$  —  $C_{32}H_{30}ON_4Mg \cdot COOH \times COOCH_3$ . Затем под действием света и фермента хлорофиллазы к хлорофиллиду присоединяется фитол, в результате чего образуется хлорофилл  $a$ . Предшественником хлорофиллида является протохлорофиллид — магнийвинилфеопорфирин- $a_5$ -мометилловый эфир ( $C_{32}H_{28}ON_4Mg \cdot COOH \cdot COOCH_3$ ), который может синтезироваться в темноте.

В настоящее время общепризнано, что протохлорофилл этиолированных и зеленых растений является смесью двух соединений: Mg-винилфеопорфирин- $a_5$ -мометиллового эфира ( $C_{32}H_{28}ON_4Mg \cdot COOH \cdot COOCH_3$ ), названного протохлорофиллидом, и Mg-винилфеопорфирин- $a_5$ -метилфитолового эфира ( $C_{32}H_{28}ON_4Mg \cdot COOCH_3 \cdot COOC_{20}H_{39}$ ), т. е., как понимали раньше, протохлорофилла. Эти соединения называются также «бесфитольной» и «фитольной», или «кислой» и «нейтральной», формами протохлорофилла.

Таким образом, биосинтез хлорофилла может осуществляться двумя путями: 1) протохлорофиллид  $\rightarrow$  протохлорофилл  $\rightarrow$  хлорофилл; 2) протохлорофиллид  $\rightarrow$  хлорофиллид  $\rightarrow$  хлорофилл. В этиолированных растениях бесфитольная форма протохлорофилла преобладает по сравнению с протохлорофиллом, содержащим фитол.

Новейшие данные дают возможность считать, что именно протохлорофиллид является главным предшественником хлорофилла в растениях. Конечный этап биосинтеза хлорофилла выражается такой схемой: протохлорофиллид  $\rightarrow$  хлорофиллид  $a \rightarrow$  хлорофилл  $a \rightarrow$  хлорофилл  $b$ . При освещении растений происходит присоединение водорода к Mg-винилфеопорфирин- $a_5$ -монометиловому эфиру с образованием хлорофиллида  $a$ . Под действием фермента хлорофиллазы в темноте хлорофиллид  $a$  этерифицируется фитолом и образуется хлорофилл  $a$ , а из него — хлорофилл  $b$ .

Фермент хлорофиллаза, активирующий реакцию присоединения фитола к предшественнику хлорофилла и отщепление его, был открыт в 1908 г. Р. Вильштеттером и М. Бенцем. Он локализован в хлоропластах в хлорофилл-белковых комплексах обеих фотосистем. Е. Г. Судьина высказала предположение, что синтетическая и гидролитическая направленность действия хлорофиллазы определяется молекулярной организацией системы, а также доступностью и изоляцией соответствующих субстратов (хлорофиллид, фитол, хлорофилл). Фитол — одно из самых гидрофобных веществ клетки и может достигать фермента только в случае липидного окружения. Хлорофилл — дифильное соединение, размещающееся на границе раздела фаз, и вступает в гидрофобное взаимодействие с соответствующим компонентом с помощью своего фитольного «хвоста». Собственно, в этом заключается эволюционный смысл реакции этерификации хлорофиллида фитолом.

Специальные модельные эксперименты показали, что в случае гидрофобного окружения фитольного «хвоста» хлорофилла он оказывается изолированным от гидролитического действия хлорофиллазы. Исследования нативных систем позволили установить, что ферментативному гидролизу хлорофилла должно предшествовать нарушение организации структурных компонентов комплекса (Е. Г. Судьина). Установлено также, что молекулы хлорофиллазы в нативных системах неоднородно связаны со структурными компонентами комплекса и для их экстрагирования требуются различные концентрации солей и детергентов (адсорбционно-активные вещества), часть фермента десорбировать не удается.

На различных объектах прослежена закономерность динамики состояния хлорофиллазы. Нативные и модельные эксперименты указывают на большую активность легкорастворимой

фракции фермента. С помощью специального подбора носителей для иммобилизации хлорофиллазы было установлено, что фермент способен как к гидрофобному, так и к ковалентному взаимодействию со структурными компонентами. Активность его при этом зависит от непосредственного молекулярного окружения в системе (Е. Г. Судьина и др.).

Совершенствование аналитических методов позволило обнаружить в некоторых растениях наряду с обычным хлорофиллом пигмент, содержащий вместо фитола геранилгераниол. В результате возникло представление об этерификации хлорофиллида геранилгераниолом, а затем уже о восстановлении последнего до фитольного остатка.

В настоящее время продолжают исследования субстратной специфичности хлорофиллазы и возможной множественности ее форм, зависимости направленности ее действия и активности от организации системы и молекулярного окружения, а также поиски промежуточных продуктов заключительного этапа биосинтеза хлорофилла.

Продуктивность использования света в процессе синтеза хлорофилла значительно повышается, если растение освещается не постоянным, а прерывистым светом, причем хлорофилла образуется больше, если темновой интервал будет продолжительнее. Например, за 1 ч в 1 кг свежих листьев при постоянном освещении образовалось 11 мг хлорофиллов, а при чередовании в течение 1 ч 1 мин света и 3 мин темноты — 92 мг, 1 мин света и 19 мин темноты — 342 мг. Следовательно, в процессе образования хлорофилла использование света чередуется с химическими темновыми реакциями.

По Т. Н. Годневу, порфириновое ядро образуется в результате конденсации пиррола с муравьиным альдегидом. Что касается гидрофобной части молекулы хлорофилла — фитола, то она создается из углеводородных цепей каротиноидов, что подтверждает генетическую связь между зелеными и желтыми пигментами. Имеется ряд данных, свидетельствующих о том, что уменьшение содержания желтых пигментов сопровождается повышением количества зеленых.

Скорость позеленения этилированных проростков зависит от содержания в тканях достаточного количества углеводов, в частности сахаров. Условия минерального питания также имеют большое значение для образования хлорофилла, особенно важна роль железа, при недостатке которого растения заболевают хлорозом. Железо участвует в окислительных процессах при синтезе как предшественников, так и самого хлорофилла. Известно также, что отсутствие в питательной среде марганца, меди, серы, азота, калия и других элементов задерживает образование хлорофилла, вызывает появление хлороза.

Очевидно, без этих элементов минерального питания нарушаются ферментативные процессы биосинтеза пигментов.

Все приведенные факты свидетельствуют о том, что образование и распад хлорофилла в живой клетке связаны со сложным комплексом процессов обмена веществ. Основные условия образования хлорофилла — наличие пластид, способных к позеленению, и свет. Кроме того, доказано, что процесс биосинтеза пигментов тесно связан с синтетической деятельностью корней. На биосинтез фотосинтетических пигментов (хлорофилла и каротиноидов) положительно влияют и гуминовые кислоты. Как считает Л. А. Христева, гуматы повышают энергетический потенциал растительных синтетаз, являются переносчиками водорода и активаторами кислорода.

В 1960 г. почти одновременно в лабораториях М. Штрелля (ФРГ) и Р. Вудворда (США) был осуществлен полный синтез хлорофилла. Двухъядерные вещества диперил-метанов были соединены в четырехъядерную систему типа порфиринов, а также вызван их переход в форбинную систему. На основании сравнения биосинтеза и полного синтеза хлорофилла следует отметить, что условия реакции химического синтеза хлорофилла и биосинтеза, как и природа этих реакций, неодинаковы. Химический синтез осуществляется при 100—200 °С под влиянием очень активных реактивов, тогда как биосинтез хлорофилла под влиянием ферментов идет при обычной температуре. Характер реакций также различный, но общей для обоих видов синтеза является стадия пиррольных ядер.

## БИОФИЗИКА И БИОХИМИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Согласно суммарному уравнению, основными продуктами фотосинтеза являются углеводы. Фотосинтез также служит источником свободного кислорода на нашей планете. Элементарный химический состав растений может быть представлен следующими средними данными, %: С — 45, О — 42, Н — 6,5, N — 1,5, зола — 5. Таким образом, в растении на долю углерода и кислорода приходится наибольшее количество. Установлено, что 95% своей массы растение строит за счет углекислого газа, который получает из воздуха, и воды.

Углерод поступает в растение в процессе фотосинтеза. Например, как показали расчеты, для создания урожая зерна озимой пшеницы 4 т с 1 га растения поглощают из почвы около 150 кг азота и 300—500 кг других элементов минерального питания (фосфор, сера, калий, кальций, кремний и микроэлементы), при этом они должны усвоить не менее 4500 кг углерода и подвергнуть разложению почти 16 т воды, из которой примерно 2 т водорода используется для восстановления углекислого газа, а 14 т свободного кислорода выделяется в атмо-

сферу. Чтобы накопить в процессе фотосинтеза указанное количество углерода, растения на 1 га должны на протяжении вегетационного периода усвоить 20—25 т углекислого газа, т. е. 150—300 кг в день. Для такой грандиозной химической работы растения пшеницы поглощают 16,72 млрд кДж солнечной радиации, из них 9,2 млрд кДж составляет фотосинтетически активная радиация (свет с длиной волны 380—710 нм). В органической массе урожая растения запасают около 167,2 млн кДж энергии. Остальная энергия превращается в тепло и расходуется на испарение воды (транспирацию).

К процессу фотосинтеза применимы три основных правила (принципа) фотохимии: первое — химическое изменение может производить только поглощенный свет (закон Гротгуса — Дрейпера); второе — каждый поглощенный фотон активирует только одну молекулу (закон Штарка — Эйнштейна); третье — вся энергия кванта сообщается при поглощении света одному-единственному электрону, вследствие чего он поднимается на более высокий энергетический уровень (постулат Эйнштейна). Таким образом, фотохимический эффект прямо пропорционален количеству воспринятой веществом энергии. Известно, что электрон представляет заряженную частицу, которая движется по некоторой орбите вокруг ядра атома. Энергия электрона зависит как от положения орбиты в пространстве, так и от скорости его движения по орбите. Увеличение энергии электрона в результате поглощения фотона света может быть использовано для переноса его на орбиту, обладающую более высокой энергией, чем исходная, либо для увеличения скорости движения электрона вокруг ядра по сравнению с той, с какой он двигался до поглощения света.

Современные научные представления о фотохимических реакциях, входящих в процесс фотосинтеза, основываются на квантовой теории света. Согласно этой теории, каждая молекула вещества при фотохимических реакциях, т. е. при превращении вещества под влиянием света, поглощает частицу его — фотон, или квант, который имеет достаточный запас энергии для того, чтобы вызвать в молекуле соответствующие изменения. Основное действие света определяется энергией как отдельных фотонов, так и световых потоков.

Если квант меньше, чем необходимо энергии для данной реакции, то превращения молекулы не произойдет, а если он слишком велик, то превращение осуществляется, но расход энергии будет непродуктивным. В процессе фотосинтеза имеется ряд промежуточных реакций, которые происходят до момента образования углевода. На каждую из этих реакций также расходуется определенное количество энергии. Продуктивность фотохимического процесса определяется количеством квантов, а не величиной отдельного кванта.



## 8. Характеристика отдельных участков спектра

Свет	Типичная длина вол- ны, мм	Частота, Гц	Энергия	
			эВ на 1 квант	кДж на 1 моль квантов
Ультрафиолетовый	259	$11,8 \cdot 10^{14}$	4,88	470
Фиолетовый	410	$7,31 \cdot 10^{14}$	3,02	290
Синий	460	$6,52 \cdot 10^{14}$	2,70	260
Зеленый	520	$5,77 \cdot 10^{14}$	2,39	230
Желтый	580	$5,17 \cdot 10^{14}$	2,14	206
Оранжевый	620	$4,94 \cdot 10^{14}$	2,00	193
Красный	680	$4,41 \cdot 10^{14}$	1,82	176
Инфракрасный	1400	$2,14 \cdot 10^{14}$	0,88	85

Энергия света  $E$ , переносимая фотоном, или квантом  $h\nu$ , равна:

$$E = h\nu = hc/\lambda,$$

где  $h$  — световая константа Планка, равная  $6,26196 \cdot 10^{-34}$  Дж/с;  $\nu$  — частота колебаний данной световой волны, Гц;  $\lambda$  — длина волны, нм;  $c$  — скорость света в вакууме (примерно  $3 \cdot 10^8$  м/с).

Согласно приведенному уравнению, квант света обладает энергией, пропорциональной его частоте и обратно пропорциональной длине волны.

В фотохимии употребляется единица количества света — эйнштейн (е). Она равна  $6,023 \cdot 10^{23}$  квантов монохроматического света. При поглощении системой, способной к фотохимическим превращениям, 1е происходит фотохимическое превращение  $6,023 \cdot 10^{23}$  молекул, или одного моля вещества. Энергия 1е равна  $6,023 \cdot 10^{23}$   $h\nu$  квантов, или фотонов, и называют ее молем квантов.

В таблице 8 приведена характеристика участков спектра от ультрафиолетовых (видимых) до инфракрасных лучей.

Как установлено О. Варбургом и другими учеными, квантовый выход фотосинтеза ( $\phi$ ), т. е. количество молекул реагирующего углекислого газа на квант света, который поглощается при фотосинтезе, равен приблизительно 0,25. Следовательно, на восстановление одной молекулы  $\text{CO}_2$  расходуется 4 кванта красного света:

$$\phi = \frac{\text{Количество молекул воспринятого } \text{CO}_2 \text{ (или выделенного } \text{O}_2 \text{)}}{\text{Число поглощенных квантов}};$$

$\phi$  — квантовый выход  $< 1$ .

Однако многочисленные экспериментальные определения квантовых выходов фотосинтеза показали, что при восстановлении одной молекулы  $\text{CO}_2$  поглощается 8—12 квантов света. Поглощение 4 квантов красных лучей может дать достаточное и даже избыточное количество энергии, а именно: 4 кванта

красного света дают 502—669 кДж/моль, а для восстановления 1 моля  $\text{CO}_2$  необходимо 470 кДж.

Очевидно, из 12 квантов энергии 4 кванта превращается в химическую энергию и связывается в продуктах фотосинтеза, энергия остальных 8 квантов используется на образование каких-то неустойчивых, высокоэнергетических продуктов, которые в дальнейшем, подвергаясь экзэргоническим превращениям, отдают энергию на поддержание необходимых для фотосинтеза градиентов потенциалов; потом эта энергия деградирует в тепло.

Обратная квантовому выходу величина — квантовые расходы  $\left(\frac{1}{\Phi} = n\right)$  — показывает, сколько квантов света

должно быть поглощено растением для поглощения и превращения одной молекулы  $\text{CO}_2$  или выделения молекулы  $\text{O}_2$ . При очень низкой интенсивности света расход на фотосинтез не превышает 4 кванта. При увеличении интенсивности света количество квантов на восстановление одной молекулы  $\text{CO}_2$  резко возрастает. При 12 квантах коэффициент полезного действия энергии активного света, который поглощается фотосинтетически, может составлять 19%, или 8—10% энергии общей радиации солнца, падающей на лист. Считают, что листья зеленых растений обычно поглощают 80—85% энергии видимой части солнечного спектра, пропускают 5—10 и отражают около 10%.

Фотосинтез является окислительно-восстановительным процессом, в котором вода служит восстановителем и сама окисляется, а углекислый газ — окислителем и сам восстанавливается. В процессе фотосинтеза хлорофилл играет роль фотосенсибилизатора, т. е. вещества, поглощающего свет, с помощью энергии которого осуществляются химические превращения других веществ.

При поглощении квантов света хлорофилл приобретает качество активного окислителя и становится способным окислять некоторые вещества, отнимая у них электрон или водород — происходит реакция фотовосстановления хлорофилла с запасанием энергии квантов света в продуктах реакции. Такой хлорофилл способен активно восстанавливать ряд окислителей. Реакцию обратимого фотовосстановления хлорофилла, которая получила в литературе название реакции Красновского, можно представить следующими схемами (1, 2, 3):

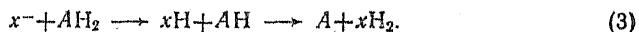


хлорофилл    квант    возбужденный хлорофилл  
                 света    в бирадикальном состоянии

Возбужденная молекула хлорофилла воспринимает электрон от молекулы донора с образованием пары первичных ион-радикалов:

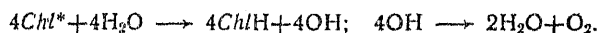


Акт восприятия электрона является первичным фотохимическим процессом. Далее происходит реакция переноса протона (водорода) на молекулу хлорофилла:



Важная особенность процесса фотосинтеза заключается в том, что под влиянием энергии света происходит окисление воды и восстановление ее водородом углекислого газа. Химической основой этого процесса является перенос электрона и протона от воды к  $\text{CO}_2$ . Четыре молекулы хлорофилла (*Chl*) поглощают 4 кванта лучистой энергии.

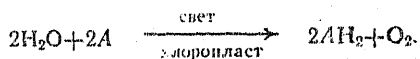
Хлорофилл, поглотивший 4 кванта, — возбужденный хлорофилл (обозначен звездочкой):  $\text{Chl} + 4h\nu \longrightarrow \text{Chl}^*$ ; под влиянием лучистой энергии, поглощенной хлорофиллом, происходит фотолиз воды:



Опыты А. П. Виноградова и Р. В. Тейс показали, что изотопный состав кислорода, выделяющегося при фотосинтезе, соответствует соотношению  $^{16}\text{O}$ ,  $^{17}\text{O}$ ,  $^{18}\text{O}$ , что характерно для «обычной» воды. Опытами С. Рубена и М. Камена с разным содержанием  $^{18}\text{O}$  в  $\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{CO}_2$ , которые давали водоросли хлореллы на свету, установлено, что изотопный состав углекислого газа не влиял на изотопный состав кислорода, выделявшегося хлореллой, но соответствовал изотопному составу молекул воды, которую усваивала водоросль. Таким образом, кислород, выделяющийся при фотосинтезе, принадлежит воде.

В реакциях фотосинтеза углекислый газ выступает в виде карбоксильной группы, характерной для органических кислот. Затем, осуществляется реакция фотолиза — разложения воды под влиянием лучистой энергии, поглощаемой хлорофиллом. Наконец, за счет водорода, освобождающегося при фотолизе воды, происходит восстановление углекислого газа до углевода.

Реакция превращения световой энергии в химическую связывается с реакциями восстановления хлорофилла, окислением воды в реакции Хилла и фосфорилированием с образованием АТФ. Изучение фотохимической реакции у изолированных хлоропластов начал Р. Хилл в 1937 г., когда было обнаружено, что суспензия хлоропластов на свету без участия  $\text{CO}_2$  способна выделять кислород ( $\text{А}$  — акцептор водорода):



В основе этой реакции лежит фотолиз воды при непосредственном участии молекул хлорофилла. На основании реакции Хилла разработан метод определения фотохимической активности хлоропластов. Суть его заключается в том, что к суспен-

зии хлоропластов или гомогенату листьев добавляют краску 2,6-дихлорфенолиндифенол или другой акцептор электрона, например феррицианид калия. По изменению окраски суспензии хлоропластов на свету (сравнивают с темновым вариантом) судят о фотохимической активности хлоропластов.

Исследованиями, проведенными на кафедре физиологии и биохимии растений Украинской сельскохозяйственной академии Л. Г. Литвиненко с изолированными хлоропластами из растений озимой пшеницы, кукурузы, подсолнечника и гороха, установлена связь между фотохимической активностью хлоропластов и первичными фотопроцессами в них — флуоресценцией и образованием парамагнитных центров. Как показали экспериментальные данные, реакция Хилла является чувствительным фотосинтетическим параметром, который можно использовать для характеристики световой фазы процесса фотосинтеза.

Таким образом, основные этапы фотосинтеза следующие.

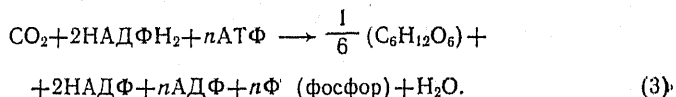
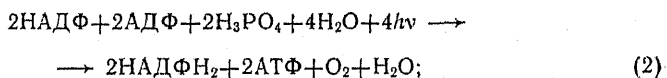
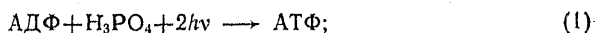
1. Поглощение пигментами листа фотонов, несущих световую энергию, перенос ее на АДФ, которая превращается в АТФ, — происходит фотосинтетическое фосфорилирование.

2. Фотоллиз воды (реакция Хилла):  $\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{H}^+ + \text{O}^{2-}$ , перенос водорода на НАДФ, который восстанавливается до НАДФН<sub>2</sub>, и освобождение кислорода.

3. Поглощение и перенос  $\text{CO}_2$  на сахар рибулозо-1,5-дифосфат с образованием двух молекул фосfogлицериновой кислоты (ФГК).

4. Присоединение к ФГК водорода и восстановление ее до фосfogлицеринового альдегида, который полимеризуется до гексозы, при этом регенерируется рибулоза.

Исследования последних лет (Д. Арнон и др.) показали, что первичными стабильными продуктами фотосинтеза, в которых аккумулируется энергия поглощенного кванта света и водород, являются АТФ и восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФН<sub>2</sub>). Они образуются в процессе двух реакций циклического (1) и нециклического (2) фотосинтетического фосфорилирования и представляют собой компоненты «восстановительной силы», которая обуславливает восстановление  $\text{CO}_2$  и образование углеводов (3) в растении. Эти реакции можно схематически записать в виде уравнений:



Доказано, что количество АТФ, образовавшейся при фотофосфорилировании, соответствует количеству восстановленного окислителя в реакции Хилла и что этот процесс связан с пигментами — хлорофиллами и каротиноидами. Возможно, что ксантофиллы, в частности, участвуют в переносе кислорода при фотоокислении воды в реакциях фосфорилирования.

Американские ученые Эмерсон и Льюис установили, что квантовый выход фотосинтеза хлореллы (т. е. количество молекул  $\text{CO}_2$ , которые реагируют на квант поглощенного света при фотосинтезе) начинает падать около 680 нм и достигает нуля около 700 нм, хотя полоса поглощения хлорофилла *a* кончается лишь около 820 нм. Однако низкий квантовый выход фотосинтеза в области «красного падения» можно увеличить и даже довести до нормального уровня одновременным освещением светом более короткой длины волны. Это явление называли эффектом Эмерсона. Спектр действия данного эффекта параллелен кривой, которая показывает долю поглощения света, приходившуюся в хлорелле на хлорофилл *b*, у диатомовых водорослей — на фукоксантин и хлорофилл *c*, а у красных и сине-зеленых водорослей — на фикобилины. Очевидно, фотосинтез требует одновременного возбуждения хлорофилла и одного из вспомогательных пигментов. Световая энергия, поглощенная пигментами-спутниками, передается резонансно на хлорофилл *a*, и эффективность этого переноса определяет также действенность света, поглощенного вспомогательным пигментом, сенсibiliзирующим фотосинтез. Таким образом, для эффективного использования световой энергии в фотосинтезе, кроме хлорофилла *a*, должен активироваться еще и вспомогательный пигмент — хлорофилл *b*, а также фикобилины, каротиноиды.

Общепризнано, что световая энергия, необходимая для реакций фотосинтеза, поступает на двух участках фотосинтетической электронно-транспортной цепи (ЭТЦ) с помощью двух последовательных фотохимических реакций, с участием поглощающих свет пигментов. Принципиальная сущность фотосинтеза заключается в отторжении электрона от молекулы воды и переносе его с помощью световой энергии, поглощенной пигментами, на  $\text{CO}_2$ , который и восстанавливается до углеводов.

Согласно современным представлениям о процессе фотосинтеза, большинство молекул пигментов фотосинтетического аппарата выполняют лишь обслуживающую роль акцепторов квантов света, передающих поглощенную энергию на реакционные центры, в которых происходят фотохимические реакции, связанные с восстановлением углекислого газа (рис. 30).

В основе механизма фотосинтеза лежат две фотохимические реакции, в которых создается «восстановительная сила» (АТФ и НАДФН<sub>2</sub>) с выделением кислорода, с участием не менее двух форм хлорофилла *a* и *b* и, вероятно, других пигмен-

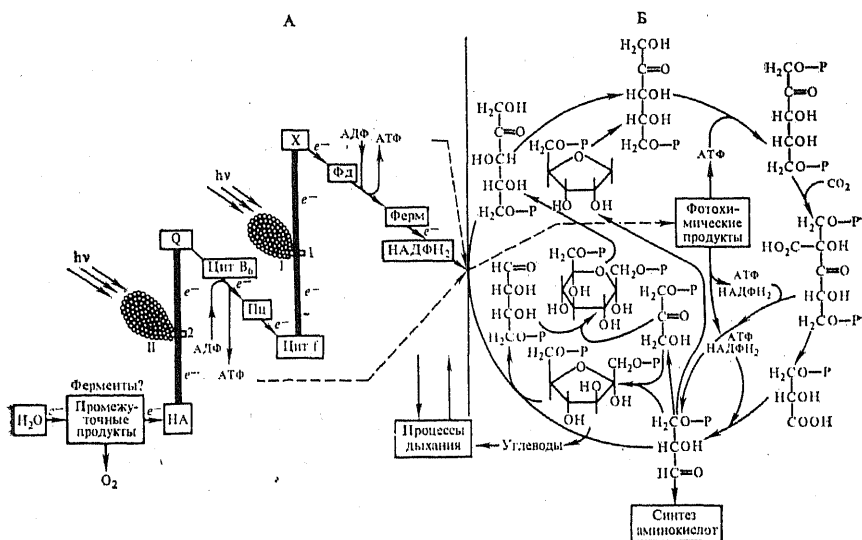
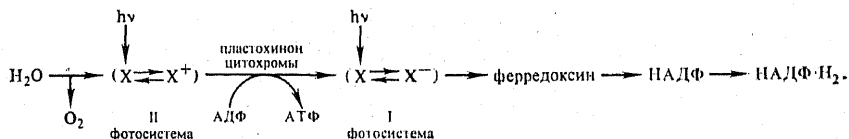


Рис. 30. Схема процессов фотосинтеза в хлоропласте (по В. Б. Евстигнееву): А — световая фаза — транспорт электрона; Б — темновая фаза — цикл ассимиляции углерода (по М. Кальвину); I, II — первая и вторая фотохимические системы фотосинтеза, включающие комплекс фотосинтетических пигментов; 1, 2 — соответствующие им реакционные центры;  $e^-$  — электрон; НА — донор электрона для фотосистемы II; Q — пластохинон; Цит — цитохром; Пц — пластоцианин\*; X — неидентифицированный акцептор электрона от фотосистемы I; Фд — ферредоксин; ферм — ферредоксин-НАДФ-редуктаза; НАДФН<sub>2</sub> — восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат; АДФ — аденозиндифосфат; АТФ — аденозинтрифосфат. Вертикальными жирными линиями обозначены процессы, идущие с накоплением световой энергии.

\* Пластоцианин — это медьсодержащий белок, состоящий из одной полипептидной цепочки с молекулярной массой около 10 500. Одна молекула пластоцианина приходится на 400 молекул хлорофилла.

тов хлоропластов, поглощающих свет различной длины волны.

Управляющие функции хлорофиллового аппарата при фотосинтезе, переход энергии кванта в форму химической связи, наличие двух пигментных систем, двух фотохимических реакций фотосинтеза и образование основных компонентов «восстановительной силы» при нециклическом фотофосфорилировании могут быть записаны следующим образом:



Реакции, связанные с транспортом и превращением световой энергии в химическую, происходят в тилакоидах гран и межгранальных тилакоидах. Фосфорилирование при цикличе-

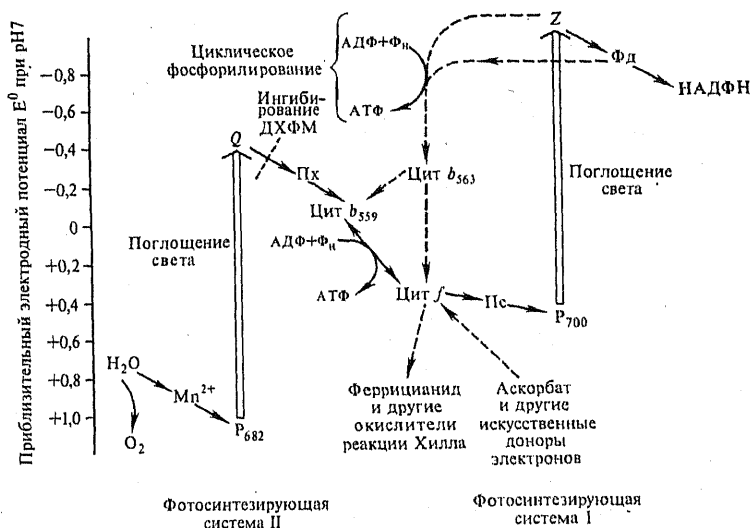
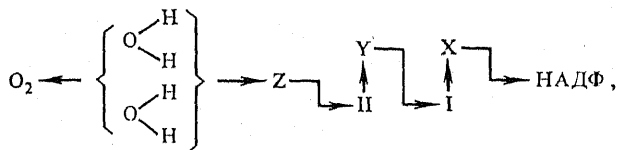


Рис. 31. Z-схема (от слова zigzag) фотосинтеза (фотовосстановление в хлоропластах):

$P_{682}$  и  $P_{700}$  — хлорофиллы реакционных центров;  $Q$  — предполагаемый первый акцептор электронов;  $Pq$  — пластохинон;  $Pc$  — пластоцианин;  $Z$  — первый акцептор электронов в фотосистеме I;  $Cyt\ b$ ,  $Cyt\ f$  — цитохромы  $b$ ,  $f$ ;  $Fd$  — ферредоксин; ДХФМ — дихлорфенилдиметилмочевина, блокирующая перенос электронов между двумя фотосистемами;  $\Phi_n$  — фосфор неорганический. Штриховой стрелкой показан путь электронов, находящихся на «вершине» фотосистемы I, возвращающихся в замыкаемый цикл.  $E^\circ$  — нормальный окислительно-восстановительный потенциал при pH 7.

ском транспорте электронов сопряжено с фотосистемой I, а нециклический электронный транспорт происходит с последующим участием I и II фотосистем. Циклическая и нециклическая системы электронного транспорта осуществляются последовательно или параллельно.

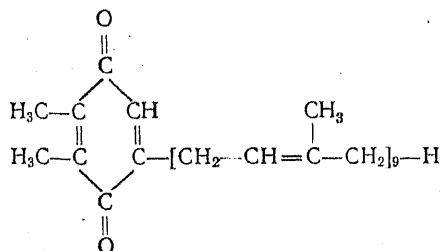
В настоящее время широко принята двухквантовая Z-схема (от слова zigzag) фотосинтеза (рис. 31). При этой схеме для переноса одного электрона или в конечном результате атома H от воды к НАДФ необходимо два кванта света:



где  $1H$  — 2 кванта  $h\nu$ ;  $2H_2O + 8h\nu \rightarrow O_2 + 4H$ ;  $X$ ,  $Y$  — акцепторы электрона пигментной системы I и II;  $Z$  — вещество, способное окислять воду.

Таким образом, световой период процесса фотосинтеза представляется следующим образом. Энергия света, поглощенная молекулами хлорофилла, используется на разложение во-

ды, в результате чего выделяется газообразный кислород и освобождаются электроны (водород), которые через сложную цепь промежуточных переносчиков (передатчиков) закрепляются в НАДФН<sub>2</sub>. В цепи переноса электронов участвуют пластохинон и ферредоксин. Пластохинон является производным бензохинона (2,3-диметил-5-соланезилбензохинон) и имеет следующее строение:



Ферредоксин (ФД) — один из восстановленных кофакторов, который также локализован в хлоропластах; это белок с небольшой молекулярной массой (12 000), содержащий железо в негеминной форме. Ферредоксины обнаружены у бактерий, водорослей и высших растений. Для некоторых из них установлена первичная структура.

Ферредоксин имеет низкий окислительно-восстановительный потенциал (при pH 7—0,42 В), что позволяет ему быть переносчиком электронов: он принимает электроны из фотосистемы I. Восстановленный ферредоксин хлоропластов вместе со специфическим ферментом вызывает восстановление НАДФ до НАДФН<sub>2</sub> (рис. 32).

Согласно приведенным схемам (см. рис. 30, 32), где объединены световая и темновая фазы процесса фотосинтеза в хлоропласте, молекулы фотосистемы II, поглощая квант света, переводят электрон в возбужденное состояние, который и воспринимается пластохиноном. Молекулы хлорофилла реакционного центра фотосистемы II вместо утраченного электрона присоединяют электрон молекулы воды или радикала ОН. Пластохинон при участии цитохромов и пластоцианина передает электрон реакционному центру фотосистемы I. Эта фотосистема, также поглощая квант света, отдает возбужденный электрон через катализатор ферредоксин и фермент — ферредоксин-НАДФ-редуктаза НАДФ, который акцептирует ион водорода, образуя НАДФН<sub>2</sub> — восстановитель с высоким потенциалом.

Таким образом, вместо утраченного электрона окисленные молекулы хлорофилла фотосистемы I становятся активным окислителем и легко воспринимают электрон от молекул хлорофилла фотосистемы II через соответствующие каталитические системы. За счет энергии возбужденных электронов по



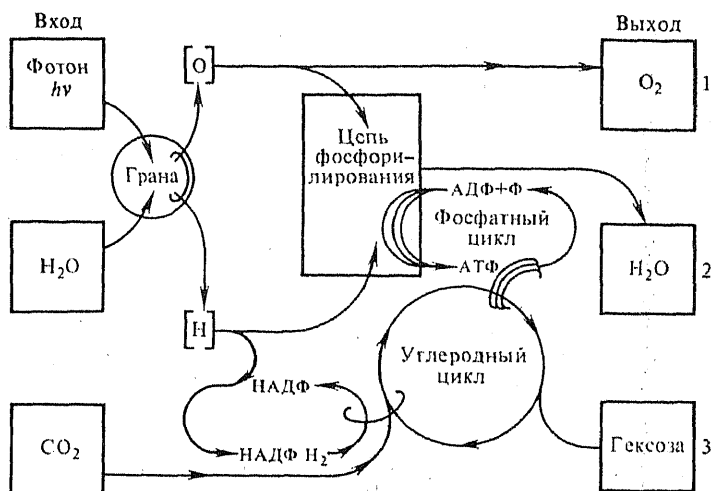


Рис. 32. Блок-схема реакций в хлоропласте:

1 — на одну поглощенную молекулу  $CO_2$  освобождается одна молекула  $O_2$ ; 2 — на одну ассимилированную молекулу  $CO_2$  приходится одна молекула  $H_2O$  (суммарный расход); 3 — суммарный выход: одна гексоза на шесть использованных молекул  $CO_2$ .

пути их миграции из АДФ образуется АТФ. Кислород освобождается при фотолитическом расщеплении воды, химизм которого мало изучен.

Итак, образование «восстановительной силы» АТФ и НАДФН<sub>2</sub> связано с миграцией электрона молекул хлорофилла в I и II пигментно-ферментных фотохимических системах хлоропласта.

У высших растений имеется два типа реакционных центров. Один из них представлен более длинноволновыми формами хлорофилла *a* 683 и 700 нм (фотосистема I). В фотосистеме II роль реакционного центра выполняют более коротковолновая форма хлорофилла *a* — 670 нм, некоторые каротиноиды и фикобилины. Всего в одном хлоропласте может содержаться в среднем около  $2 \cdot 10^6$  реакционных центров. Исследования локализации фотосистем в мембранах хлоропластов и разделение их на фракции с применением метода ферментативного гидролиза и дифференциального центрифугирования показали, что более тяжелые частицы (при 20 000 г\*) оказались обогащенными компонентами II фотосистемы, а более легкие (выделенные при 145 000 г) — I фотосистемы.

Исследования тонкой структуры фотосинтетических мембран хлоропластов гороха и кукурузы (Л. К. Островская и др.) показали, что фракция 145 000 г содержит в основном частицы

\* Гравитационная единица, показывающая, во сколько раз центробежная сила в центрифуге больше силы земного притяжения.

диаметром около 10 нм и имеет вид электронно-прозрачных колец с электронно-плотными ядрами внутри или без них, кольца состоят из пяти субъединиц размером около 3 нм каждая. Фракция 20 000 g представляет собой диски, состоящие также из субъединиц. Установлено, что мембраны межгранальных тилакоидов содержат частицы, соответствующие фотосистеме I (легкие), тогда как мембраны гран имеют частицы, характерные для I и II фотосистем.

Исследования спектральных свойств фрагментов мембран, фосфорилирующей и АТФ-азной активности позволили предположить, что I и II фотосистемы и соответствующие фотохимические реакции определенным образом пространственно локализованы (вмонтированы) на мембранах, но в то же время они тесно сопряжены между собой, поэтому указанные фрагменты мембран в литературе получили наименование сопрягающий фактор I и сопрягающий фактор II фотосистемы.

Фотосинтез, как и все биологические окислительно-восстановительные реакции, сопряженные с накоплением энергии, относятся к двухэлектронным системам. Существованием таких систем объясняется восстановление НАДФ до НАДФН<sub>2</sub> и образование АТФ — «восстановительной силы» в терминальной реакции световой фазы фотосинтеза.

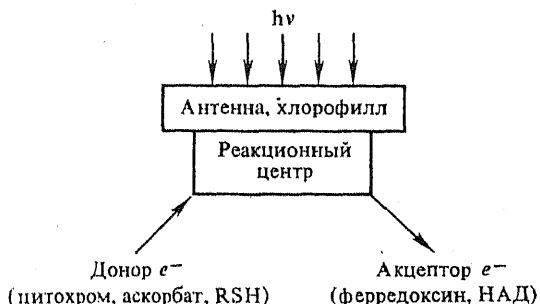
Фотосинтетическая единица (ФЕ) — это комплекс пигментов и других молекул, состоящий из светособирающих пигментов — антенны и реакционного центра, осуществляющего перенос электрона. У высших растений фотосинтетическая единица включает 250—300 молекул хлорофилла и 50 молекул каротиноидов. Реакционный центр состоит из белка (трех субъединиц), двух молекул хлорофилла  $P_{730}$  и  $P_{700}$ , двух молекул феофитина, цитохромов, ферредоксина и НАД.

Передача энергии в фотосинтетической единице осуществляется путем миграции ее от молекулы к молекуле — так называемой резонансной миграции энергии при слабых диполь-дипольных взаимодействиях молекул. Передача энергии такого вида возможна только при расстоянии между молекулами, не превышающем 10 нм. Резонансная миграция энергии между молекулами пигментов разных видов называется гетерогенной (например, хлорофилл — каротиноиды), а перенос энергии между тождественными молекулами хлорофилла *a* — гомогенной.

Считается, что поглощение квантов света происходит последовательно каждой из молекул пигмента — на прямом солнечном свете всего один раз за 0,1 с. Затем энергия поглощенных фотонов стекается к реакционному центру, где она превращается в химическую энергию органических соединений. «Пропускная» способность фотосинтетической единицы (насыщение фотосинтеза) соответствует таким степеням освещенности, при

которых реакционный центр поглощает (перерабатывает) 50 квантов в 1 с.

Энергия квантов солнечного излучения, поглощаемая основной массой хлорофилла — светособирающими молекулами хлорофилла (антенна), мигрирует к реакционным центрам, которые непосредственно участвуют в фотосинтетическом переносе электрона:

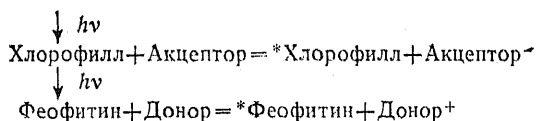


Исследования показали, что в первой фотосистеме ста молекулам светособирающего хлорофилла соответствует одна молекула хлорофилла реакционного центра. Реакционные центры, выделенные из хроматофоров фотосинтезирующих бактерий, включают белок (3 субъединицы), бактериохлорофилл (4 молекулы), бактериофеофитин (2 молекулы), первичные акцепторы уби- и пластохинон (1—2 молекулы) и цитохромы — доноры электрона. Пигменты в реакционных центрах находятся преимущественно в агрегированных формах. Установлено, что пигменты реакционных центров глубже погружены внутрь мембраны по сравнению с более поверхностным расположением светособирающих молекул хлорофилла. У фотосинтезирующих бактерий в реакционных центрах донорами электронов являются бактериохлорофилл 960 нм и 890 нм и акцепторами — убихинон и Fe.

У зеленых растений для I фотосистемы донорами электронов служат цитохромы и пигменты  $P^*_{700}$  и  $P^*_{730}$ , для II фотосистемы — вода и  $P^*_{680}$ ; акцепторами электронов для обеих фотосистем являются пластохиноны.

Исследования показали, что возбужденная молекула хлорофилла обладает склонностью к отдаче электрона, а возбужденная молекула феофитина, безмагниевого аналога хлорофилла, — к его восприятию. Такой обратимый перенос электрона лежит в основе действия пигментов в реакционных центрах (по А. А. Красновскому):

\* Хлорофиллы реакционных центров.



Установлено, что Мп способствует восстановлению феофитина. Следовательно, переход энергии фотона в форму химических связей обусловлен работой управляющего устройства фотосинтетического аппарата. Управляющие функции хлорофилла при фотосинтезе, его фотохимические реакции служат источником энергии для образования органических соединений.

Плотная упаковка хлорофилла на фотосинтетических мембранах дает основание рассматривать фотосинтез как фотофизический процесс. Квант света, поглощенный молекулой хлорофилла, передает свою энергию электрону, который переходит в возбужденное состояние. Если при этом спин\* электрона не изменяется, то он будет недолговременным — это так называемое синглетное состояние. Если же спин электрона изменяется, то возникает метастабильное триплетное состояние электрона. Продолжительность такого состояния значительно больше ( $10^{-2}$  с), чем синглетного ( $10^{-9}$  с), поэтому триплетное состояние электрона играет основную роль в процессе фотосинтеза (рис. 33).

Возбужденный электрон может перейти в основное состояние с излучением кванта света, т. е. сопровождается флуоресценцией. Молекула хлорофилла, находясь в триплетном возбужденном состоянии, имеет два валентных электрона с неспаренными спинами и представляет собой бирадикал. Возбужденный электрон принадлежит уже не отдельной молекуле, а системе молекул, которые могут переходить из одной зоны уровней в другую. На том месте, откуда электрон перешел в возбужденное состояние, остается вакансия; она обладает свойством положительного заряда и называется «дырка». Возбужденный электрон и «дырка» образуют пару, которую называют экситоном — он может мигрировать по зонам уровней, перенося с собой энергию поглощенного кванта света. Места в зонах, где «застревает» мигрирующий электрон, называют ловушками. Доноры электронов могут отдавать их «дыркам», а акцепторы электронов могут поглощать их из ловушек. В результате переноса энергии электронного возбуждения образуются вещества с высокоэнергетическими связями — АТФ и НАДФН<sub>2</sub>, энергия которых используется для восстановления СО<sub>2</sub> в процессе фотосинтеза.

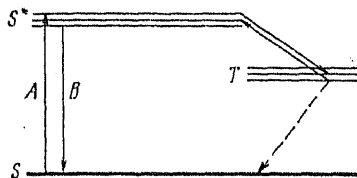
**Протонный цикл в хлоропластах.** Хлоропласты — это биологические аккумуляторы, зарядка АТФ которых может проис-

---

\* Спин — собственный механический момент количества движения электрона.

Рис. 33. Синглетный и триплетный возбужденные уровни молекул хлорофилла:

$S$  — основной уровень;  $S^*$  — синглетный уровень;  $T$  — триплетный уровень;  $A$  — возбуждение;  $B$  — флуоресценция.



ходить по принципу хеомосмотического механизма, предложенного П. Митчеллом для окислительного фосфорилирования (см. с. 263—266).

При действии света на хлоропласт начинается электронный поток по системе переносчиков, встроенных в ламеллы тилакоидов. С переносом электронов по ЭТЦ сопряжено поступление протонов из окружающей среды внутрь тилакоидов. При этом, кроме переносчиков электронов, должны присутствовать доноры и акцепторы протонов. В таком случае компоненты среды могут присоединять  $H^+$  на одной стороне мембраны и при окислении отдавать на другую сторону. В результате в хлоропласте создаются мембранный протонный градиент и разность потенциалов на мембранах (достигающая 50 мВ), обеспечивающая при участии обратимой АТФ-азы образование АТФ.

Существование такого механизма подтверждается опытами с изолированными хлоропластами, которые в полной темноте могут образовывать АТФ. Для этого хлоропласты сначала инкубировали в среде с рН 4, а затем помещали в среду с рН 8,5, содержащую АДФ, неорганический фосфор и ингибитор возможного потока электронов. Образование АТФ И. А. Тарчевский объясняет следующим образом. При рН 4 протоны медленно проникали через мембрану внутрь хлоропласта до выравнивания рН внутри и вне хлоропластов. Затем быстрое перенесение хлоропластов в среду с рН 8,5 создавало искусственный трансмембранный протонный градиент, достаточный для образования АТФ.

Таким образом, протонодвижущая сила, или разность электрохимических потенциалов водородных ионов ( $\Delta\mu H$ ), обусловила образование макроэргической связи в молекуле АТФ. Группой исследователей Франции, США и Великобритании под руководством Т. Мура (Аризонский университет, США) в 1984 г. синтезирован молекулярный комплекс, который с большой точностью имитирует основные процессы природного фотосинтеза.

В состав молекулярного комплекса входят: порфирин (по своему составу родствен хлорофиллу), поглощающий свет; хинон, захватывающий возбужденные в порфирине электроны;  $\beta$ -каротин, который пополняет электронами «дырки», образующиеся в порфирине в результате захвата хиноном возбужденных электронов, а также расширяет область длин волн в корот-

ковольной части спектра, поглощаемых порфирином. В молекулярном комплексе отрицательный заряд концентрируется в хиноне, а положительный собирается на  $\beta$ -каротине. Разделенные заряды обладают относительно долгим сроком жизни —  $3 \cdot 10^{-6}$  с по сравнению с  $3 \cdot 10^{-12}$  с для системы порфирин — хинон.

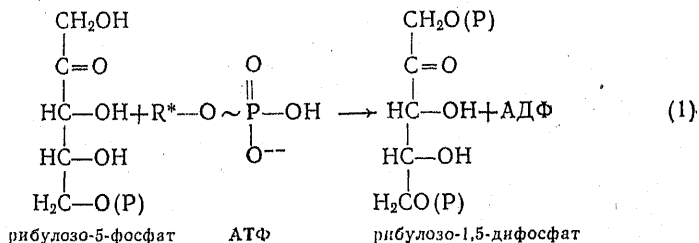
## КАРБОКСИЛИРОВАНИЕ, ФОТОСИНТЕЗ КАК ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС

Изучение продуктов фотосинтеза с помощью меченых атомов показало, что углерод углекислого газа очень быстро переходит в растениях в разнообразные вещества. Одним из первых улавливаемых продуктов фотосинтеза является фосfogлицириновая кислота, но ей, по-видимому, предшествуют еще более простые соединения.

Установлено, что  $\text{CO}_2$  вступает в цикл с образованием фосfogлицириновой кислоты (ФГК) путем карбоксилирования рибулозодифосфата (РДФ). Реакция карбоксилирования проходит с окислением  $\text{C}_3$  рибулозы до уровня карбоксила с помощью фермента карбоксидисмутаза, который выделен из неразрушенных хлоропластов шпината.

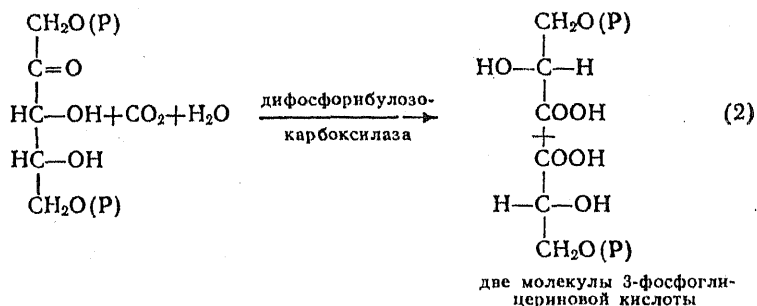
Таким образом, первым этапом фотосинтетического превращения углерода является карбоксилирование фосфорного эфира пятиуглеродного сахара рибулозодифосфата с образованием двух молекул фосfogлицириновой кислоты.

Перед карбоксилированием происходит активация молекулы рибулозо-5-фосфата АТФ, которая используется для этерификации гидроксильной группы первого атома углерода, в результате чего и образуется рибулозо-1,5-дифосфат:

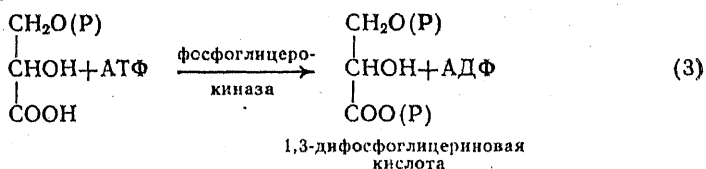


Рибулозо-1,5-дифосфат — достаточно высокореакционное соединение, чтобы произошло карбоксилирование его двуокисью углерода:

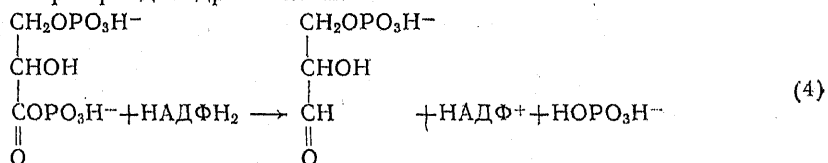
\*R — остаток молекулы АТФ без конечной фосфатной группы.



На следующем этапе 3-фосфоглицериновая кислота фосфорилируется с помощью АТФ и образует 1,3-дифосфоглицериновую кислоту:



Продукт химической реакции 3—1,3-дифосфоглицериновая кислота имеет большую реакционную способность, чем 3-фосфоглицериновая кислота. Таким образом, химическая энергия, образовавшаяся в виде энергии связей АТФ, используется в реакциях 1 и 3, которые имеют решающее значение для функционирования фотосинтетического цикла восстановления углерода. Что же касается НАДФН<sub>2</sub>, то он необходим для восстановления 1,3-дифосфоглицериновой кислоты до глицераальдегид-3-фосфата (4). Эта реакция катализируется ферментом триозофосфатдегидрогеназой:



Следовательно, реакции 1 и 3, где происходит утилизация АТФ, и реакция 4, в которой используется НАДФН<sub>2</sub>, являются тем механизмом, с помощью которого химическая энергия, накопленная в фотохимических реакциях фотосинтеза, используется для восстановления СО<sub>2</sub> до фосфорных эфиров сахаров.

На рисунке 34 приведены цикл восстановления углерода и структурные формулы реагирующих соединений.

Каждая из реакций была осуществлена изолированно в растворах, за исключением первой, где участвует СО<sub>2</sub>. В процессе фотосинтеза восстановление фосфоглицериновой кислоты

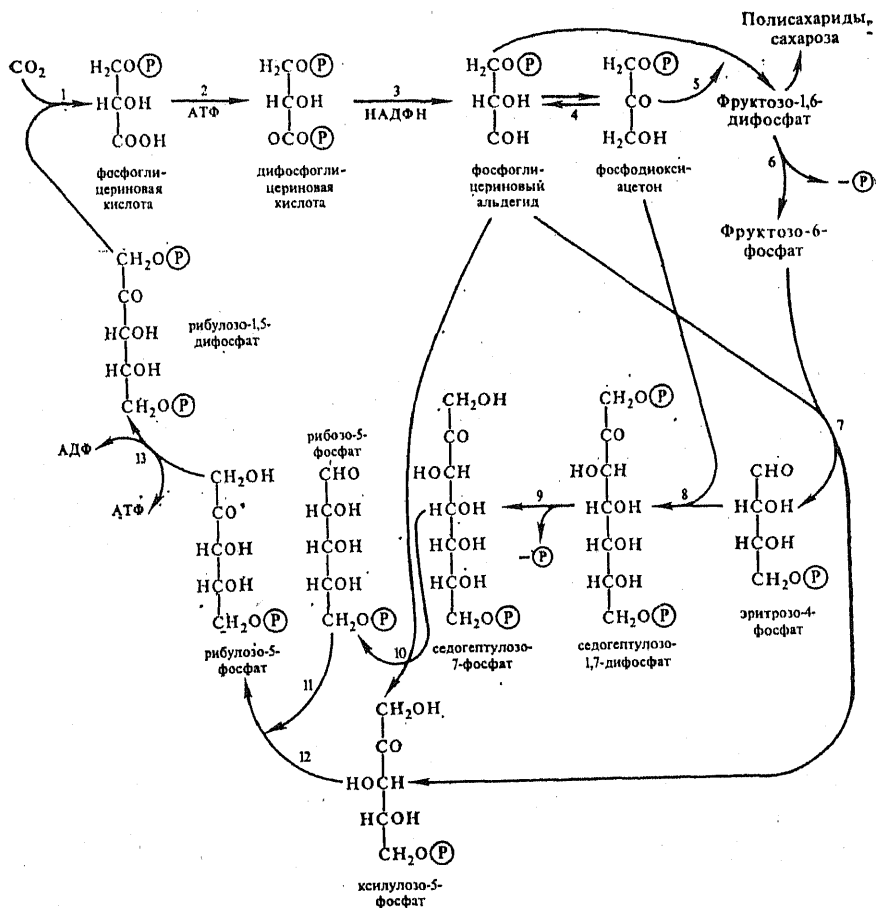
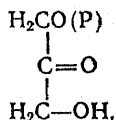


Рис. 34. Схема биохимических превращений углерода при фотосинтезе (по М. Кальвину).

происходит за счет энергии света, которая предварительно превращается в энергию макроэргических фосфатных связей аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и никотинамидадениндинуклеотидфосфата восстановленного (НАДФН<sub>2</sub>). Перенос водорода осуществляется ферментами дегидрогеназами. Под влиянием фермента фосфотриозоизомеразы фосфоглицериновый альдегид образует фосфодиксоксиацетон:



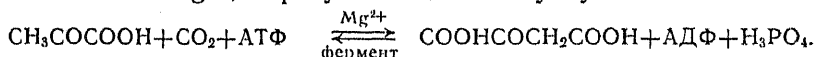


молекула которого, подвергаясь альдольной конденсации с молекулой фосfogлицеринового альдегида, дает фруктозо-1,6-дифосфат — исходный материал для образования сахарозы и полисахаридов. Наряду с этим предполагается, что фруктозо-1,6-дифосфат и фосfogлицериновый альдегид, взаимодействуя между собой, дают начало цепи четырех-, пяти- и семиуглеродного сахара; рибулоза и фосфорный эфир рибулозодифосфат являются акцепторами  $\text{CO}_2$ .

Таким образом, процесс превращения углерода при фотосинтезе имеет циклический характер и сопровождается образованием устойчивых продуктов. Он заканчивается синтезом рибулозодифосфата, который, присоединив  $\text{CO}_2$ , снова возвращается в цикл. Однако назначение цикла не ограничивается только регенерацией акцептора  $\text{CO}_2$ . Углеродные соединения в форме ФГК и фосфатов сахаров используются на синтез запасных веществ и на создание компонентов хлоропласта.

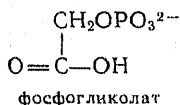
Фиксация  $\text{CO}_2$  растением, кроме фотосинтеза, осуществляется и при карбоксилировании монокарбоновых кислот с образованием дикарбоновых кислот. Таким образом, карбоксилирование пировиноградной и фосфоенолпировиноградной кислот — распространенное в природе явление.

При карбоксилировании пировиноградной кислоты, которая катализируется ферментом пируваткарбоксилазой при участии АТФ и ионов  $\text{Mg}^{2+}$ , образуется щавелевоуксусная кислота:

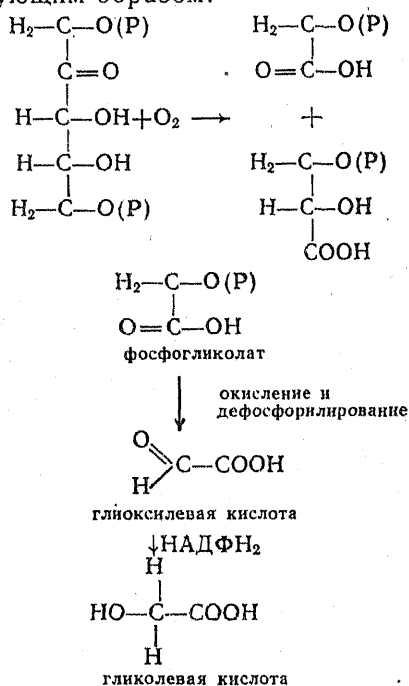


Синтез и превращение в клетке яблочной, янтарной и щавелевоянтарной кислот также зависят от процессов карбоксилирования и декарбоксилирования. Кроме того, в так называемом орнитинном цикле, в котором из аргинина образуются мочевины, орнитин, цитруллин и фумаровая кислота, также происходит карбоксилирование: к орнитину присоединяются аммиак и  $\text{CO}_2$  и получается цитруллин. Реакции карбоксилирования связаны определенным образом с фотосинтетическим циклом превращения углерода.

При низких концентрациях  $\text{CO}_2$ , приближающихся к атмосферной (0,03%), в хлоропласте под действием фермента рибулозодифосфаткарбоксилазы образуется значительное количество фосfogликолевой кислоты. Вероятным механизмом синтеза гликолевой кислоты ( $\text{HOCH}_2\text{COOH}$ ) является окисление молекулярным кислородом рибулозодифосфата (акцептора  $\text{CO}_2$ ) с помощью фермента рибулозодифосфаткарбоксилазы с образованием фосfogлицериновой кислоты и фосfogликолата:



Фотосинтез с образованием гликолевой кислоты можно представить следующим образом:



При выходе из хлоропластов фосфогликолат дефосфорилируется мембранно-связанной фосфогликолатфосфатазой и окисляется в глиоксилевую кислоту ( $\text{HOCCOOH}$ ).

Одно из наиболее распространенных объяснений роли гликолатного пути в метаболизме фотосинтезирующих клеток заключается в том, что с помощью гликолатного метаболизма происходит «сжигание» избытка  $\text{НАДФН}_2$ , образующегося в хлоропластах в условиях повышенной освещенности и низкой концентрации  $\text{CO}_2$ . Кроме того, гликолат может быть необходим для нейтрализации щелочной реакции, возникающей в строме хлоропластов. При подщелачивании происходит снижение концентрации растворенного  $\text{CO}_2$ , что способствует образованию бикарбонатных соединений, не вступающих в реакцию с рибулозодифосфатом. Гликолевая кислота диффундирует из хлоропластов и окисляется в глиоксилевую кислоту, которая вновь может проникать в другие хлоропласты и при участии  $\text{НАДФН}_2$  восстанавливаться в гликолевую кислоту. Отмечено, что глиоксилатный путь усвоения углерода при фотосинтезе с образованием  $\text{HOCH}_2\text{COOH}$  может преобладать при изменении условий фотосинтеза (освещение растений синим светом и др.).

Установлено, что, кроме углеводов, в процессе фотосинтеза образуются белки и другие продукты. Они также относятся к продуктам фотосинтеза.

До сих пор считали, что образование белков в растениях осуществляется энзиматическим путем после восстановления нитратов за счет промежуточных продуктов и освобождающейся энергии окисления углеводов. Исследованиями Института физиологии растений имени К. А. Тимирязева АН СССР доказана связь между восстановлением нитратов и фотосинтезом. Она заключается в участии каких-то активных первичных продуктов восстановления  $\text{CO}_2$ . Процесс восстановления нитратов в живом листе происходит так: сначала восстанавливается углекислый газ с образованием активных промежуточных продуктов, затем нитраты, а возможно, и другие окислители (сульфаты, органические кислоты). Это дает возможность сделать вывод, что наиболее интенсивный синтез белков осуществляется в условиях, которые обеспечивают полный фотосинтез.

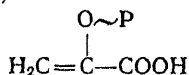
Первичные продукты восстановления  $\text{CO}_2$  прежде всего используются для синтеза белков. Углеводы в растениях образуются по мере удовлетворения потребности в этом синтезе. Накопление углеводов происходит в тех больших количествах, чем меньше снабжение азотом, интенсивнее освещение и продолжительнее фотосинтез.

### **ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ТРОПИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ( $\text{C}_4$ -ПУТЬ ФОТОСИНТЕЗА)**

При изучении кинетики и продуктов фотосинтеза (И. А. Тарчевский и Ю. С. Карпилов; австралийские ученые М. Хетч, С. Слэк и др.) было установлено, что у некоторых короткодневных растений тропического происхождения (кукуруза, сахарный тростник, сорго, просо и др.) в первые секунды освещения фиксация и превращение  $\text{CO}_2$  осуществляются не по циклу Кальвина и первичными продуктами фотосинтеза являются не трехуглеродные соединения, а основная часть углерода включается в аспарагиновую и яблочную кислоты. При фотосинтезе в листьях этих растений в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2$  радиоактивная метка появляется прежде всего и в большом количестве в четвертом атоме углерода дикарбоновых малата и аспартата, потом в первом углеродном атоме фосфоглицериновой кислоты, затем в гексозофосфатах и наконец в свободных сахарах.

Исследования М. Хетча и С. Слэка, а также других ученых показали, что существует путь фотосинтетического образования четырехуглеродных соединений (аспартата и малата), который осуществляется с помощью еще одной реакции карбок-

силитирования, где акцептором  $\text{CO}_2$  является фосфоенолпируватноградная кислота (ФЕП):



В листьях однодольных и двудольных растений, в которых происходит фосфоенолпируватное поглощение  $\text{CO}_2$ , всегда имеется густая сеть мелких сосудистых пучков, окруженных крупными хлорофиллоносными клетками обкладочной паренхимы. В этих клетках функционирует восстановительный пентозофосфатный цикл Кальвина. В клетках мезофилла листьев данный цикл представлен лишь реакциями восстановления трехуглеродного акцептора. Хлоропласты клеток обкладочной паренхимы более крупные по сравнению с клетками мезофилла и не имеют гран — агранальные хлоропласты. Из общего числа хлоропластов на срезе листа кукурузы в световой микроскоп можно обнаружить около 80% хлоропластов мезофилла и 20% хлоропластов обкладочной паренхимы, которые имеют в 4—6 раз меньше мембран и во столько же раз меньше содержит хлорофилла, каротиноидов, белка и липидов.

Первичные углеводы, образующиеся в хлоропластах мезофилла, перемещаются в сосудистые пучки, и избыточная часть их в хлоропластах клеток обкладочной паренхимы превращается в крахмал, а ее клетки являются как бы депо крахмала.

Таким образом, возникло представление о совместном механизме с сопряженными превращениями углерода по пентозофосфатному циклу и по пути образования  $\text{C}_4$ -продуктов.

Этапы фосфоенолпируватного поглощения углекислого газа следующие.

1.  $\text{Пируват} + \text{АТФ} + \Phi_{\text{H}} \rightarrow \text{ФЕП} + \Phi\Phi + \text{АМФ}$ . Эта реакция катализируется ферментами пируватотфосфатдикиназой и аденилаткиназой.

2.  $\text{ФЕП} + \text{CO}_2 \rightarrow \text{ЩУК} + \Phi_{\text{H}}$  — катализируется фосфопируваткарбоксилазой.

3. Реакции превращения ЩУК в малат и аспартат, катализируемые ферментами малатдегидрогеназой и аспартатаминотрансферазой.

4. Транспорт к месту локализации ферментов цикла Кальвина, малата и аспартата, декарбоксилирование их или перенос карбоксильного радикала на пятиуглеродный акцептор  $\text{CO}_2$  и образование ФГК (рис. 35).

У тропических растений ферменты цикла Кальвина (рибулозодифосфаткарбоксилаза и фосфорибулокиназа) локализируются главным образом в хлоропластах клеток обкладочной паренхимы проводящих пучков, в хлоропластах клеток мезофилла сосредоточены ферменты пируватфосфатдикиназа (белок с сульфгидрильными группами) и аденилаткиназа (рис. 36).

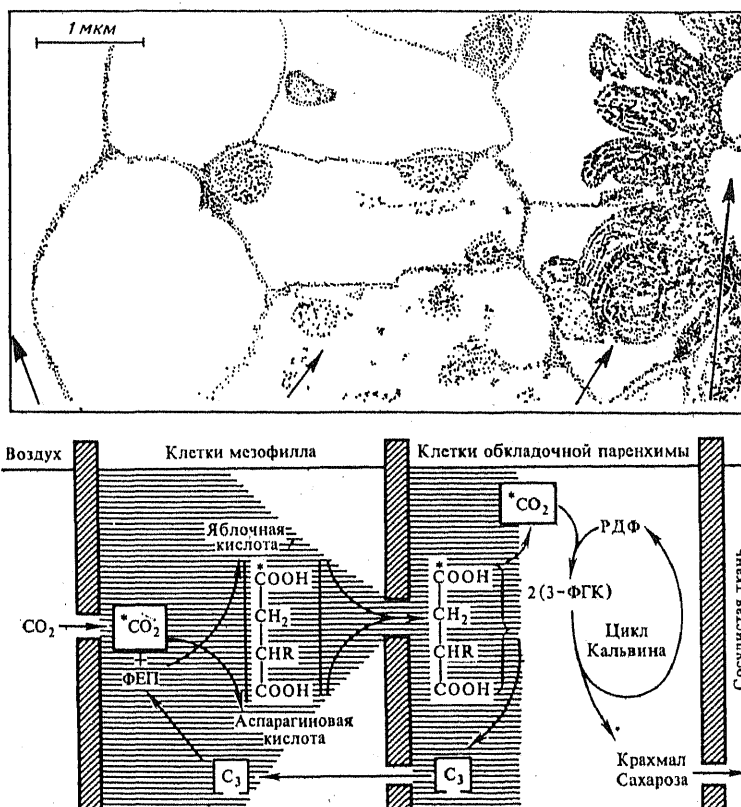


Рис. 35. Основные черты фотосинтетического метаболизма в клетках мезофилла и обкладочной паренхимы сосудисто-волокнистых пучков.

Исследования показали, что карбоксилирующий фермент хлоропластов мезофильных клеток — фосфопируваткарбоксилаза по своей активности в десятки и сотни раз превышает активность фосфопируваткарбоксилазы в растениях, где преобладает цикл Кальвина. Активность фермента пируватфосфатдикиназы, являющегося характерным ферментом для пути  $\text{C}_4$ , зависит от света (неактивен в темноте).

В заключение следует сказать, что растения с  $\text{C}_4$ -продуктами фотосинтеза при высоких интенсивностях света (интенсивность фотосинтеза 60 и 100 мг  $\text{CO}_2$  на 1 дм<sup>2</sup>/ч) характеризуются менее интенсивным световым дыханием.

Для  $\text{C}_4$ -растений характерны отсутствие обратного потока углекислого газа при фотодыхании и повышенные синтез и накопление органического вещества. Они исключительно светолюбивы. Как считает Б. С. Мошков, для  $\text{C}_4$ -растений оказываются

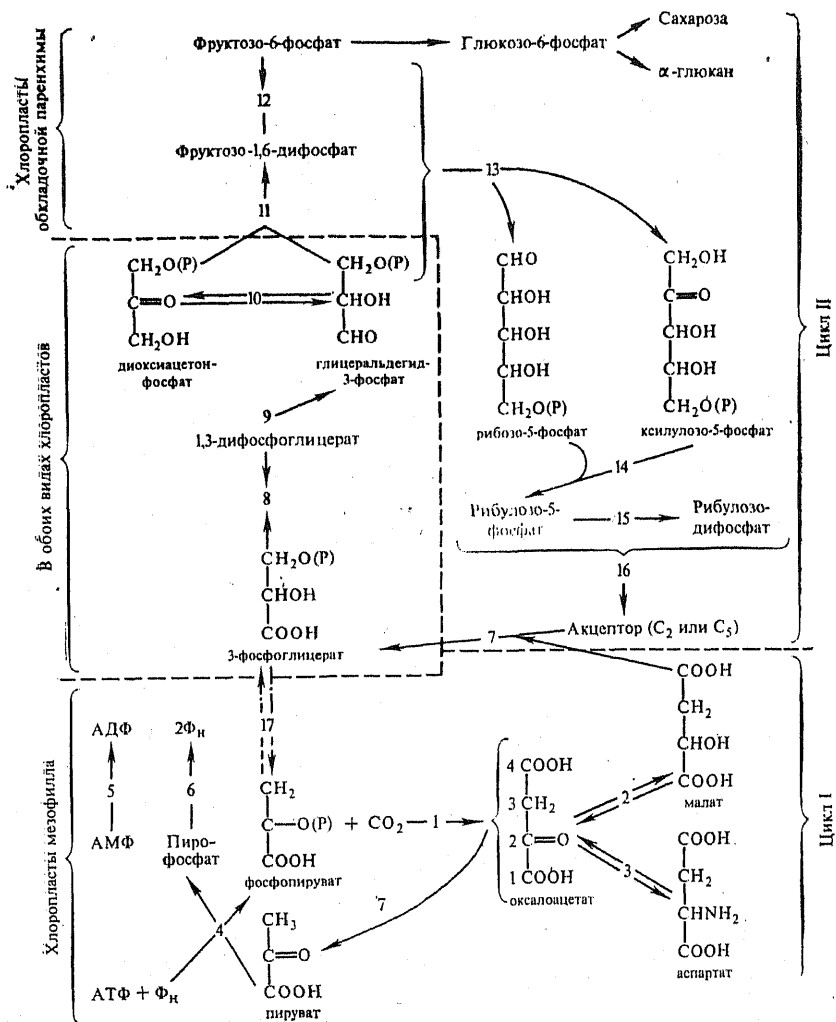


Рис. 36. Схема пути  $C_4$ -дикарбоновых кислот при фотосинтезе. Системы, участвующие в ассимиляции углекислого газа в хлоропластах мезофильной ткани и обкладочной паренхимы:

1 — фосфопируваткарбоксилаза; 2 — малатдегидрогеназа (декарбоксилирующая); 3 — аспаратаминотрансфераза; 4 — пируватфосфатдикиназа; 5 — аденилаткиназа; 6 — неорганическая пирофосфатаза; 7 — предполагаемая  $C_4$ -транскарбоксилаза; 8 — фосфоглицераткиназа; 9 — глицеральдегидфосфатдегидрогеназа; 10 — триозофосфатизомераза; 11 — фруктозодифосфатдегидрогеназа; 12 — гексозодифосфатаза; 13 — реакции, подобные реакциям цикла Кальвина; 14 — рибозофосфатизомераза и эпимераза; 15 — фосфорibuлокиназа; 16 — возможные реакции, ведущие к образованию  $C_2$ -соединений из фосфатов сахаров; 17 — фосфоглицеромутаза и энлаза.

ся полезными круглосуточное облучение, повышенная и равномерная температура в течение суток без снижения ее в ночное время.

Таким образом, сопряженный механизм фотосинтеза и низкий уровень фотодыхания у этой группы растений обуславливают их высокую фотосинтетическую продуктивность.

У большой группы растений семейства Crassulaceae — суккулентов (кактусы, заячья капуста, агава, алоэ и др.) особенности метаболизма заключаются в том, что у них в ночное время поглощается  $\text{CO}_2$  и синтезируется большое количество яблочной и изолимонной кислот. Днем, когда идут процессы фотосинтеза, эти кислоты исчезают. Устьица днем у них закрыты и открываются только ночью. Растения приспособились обходиться малым количеством воды, дневная транспирация у них отсутствует.

Накопленная ночью двуокись углерода днем включается в состав органических веществ в процессе фотосинтеза. Механизм фотосинтеза у них, по-видимому, осуществляется по такой схеме:

ночью:  $\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$  (крахмал)  $\rightarrow$  ФЕП +  $\text{CO}_2$  (газ)  $\rightarrow$  2 оксалоацетат  $\rightarrow$  2 яблочная кислота + 4 водород;  
днем: яблочная кислота + малатдегидрогеназа  $\rightarrow$   $\text{CO}_2$  (включается в цикл Кальвина, как и у растений  $\text{C}_4$ ) + остаток пирувата (снова превращается в крахмал).

## ФОТОСИНТЕЗ У БАКТЕРИЙ

От фотосинтеза у высших растений несколько отличается фотосинтез у бактерий, который осуществляется в анаэробных условиях без выделения кислорода, по типу фоторедукции, т. е. происходит восстановление  $\text{CO}_2$  с поглощением лучистой энергии, но без выделения кислорода. Суммарно процесс бактериального фотосинтеза можно выразить уравнениями:

у зеленых серобактерий:  $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} + 2\text{S}$ ;

у пурпурных серобактерий:  $2\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O}) + \text{H}_2\text{SO}_4$ .

Эти реакции проходят с поглощением лучистой энергии бактериохлорофиллом. Источником водорода для восстановления  $\text{CO}_2$  служат сероводород, углеводы, карбоновые и жирные кислоты.

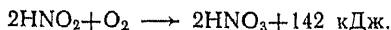
Наряду с фотосинтезом ассимиляция углекислого газа в природе осуществляется в процессе хемосинтеза с использованием химической энергии процессов окисления. Открытие хемосинтеза принадлежит русскому микробиологу С. Н. Виноградскому.

Классическим примером хемосинтеза является деятельность нитрифицирующих бактерий. Процесс нитрификации осуществляется в два этапа:

первый — окисление аммиака до азотистой кислоты бактериями *Nitrosomonas*:



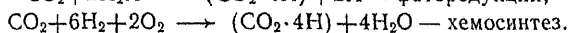
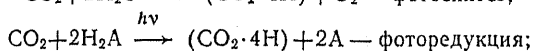
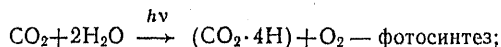
второй — окисление азотистой кислоты до азотной бактериями *Nitrobacter*:



Обе реакции сопровождаются освобождением энергии, которая используется на восстановление углекислого газа, поглощаемого из воздуха бактериями, до органических соединений.

К хемосинтетикам относятся серобактерии из семейства *Beggiatoaceae*, в частности бесцветная *Beggiatoa alba*, которая живет в теплых источниках, содержащих сероводород. Хемосинтез в природе свидетельствует о том, что синтез биологически важных органических веществ — углеводов, белков — возможен без участия света.

Таким образом, восстановление  $\text{CO}_2$  у растений осуществляется в процессе фотосинтеза, фоторедукции и хемосинтеза, что можно выразить реакциями следующих типов:



Следует отметить, что процесс хемосинтеза не имеет такого решающего значения в природе, как фотосинтез.

## ФОТОДЫХАНИЕ

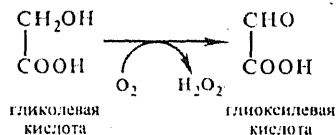
Зависимое от действия света поглощение кислорода, сочетающееся с выделением  $\text{CO}_2$ , называют фотодыханием. Исследования с применением изотопов кислорода показали, что большинство растений действительно дышит на свету и дыхание может протекать параллельно с процессом фотосинтеза. Фотодыхание с высокой по  $\text{CO}_2$  компенсационной точкой установлено у большой группы высших растений (шпинат, подсолнечник, табак, пшеница, бобовые). У растений с низкой по  $\text{CO}_2$  компенсационной точкой явление фотодыхания почти не обнаруживается (сахарная свекла, кукуруза и другие культуры тропического происхождения).

Фотодыхание происходит за счет «восстановительной силы» в форме НАДФН<sub>2</sub>, образовавшегося в процессе фотосинтеза, используемого на восстановление молекулярного кислорода. Таким образом, фотодыхание представляет как бы короткозамкнутую цепь фотосинтеза, в которой образовавшаяся «восстановительная сила» используется не на восстановление углекислого газа до углеводов, а для восстановления молекулярного кислорода и не сопровождается окислительным фосфорилированием АДФ. Основным субстратом фотодыхания служит гликолевая



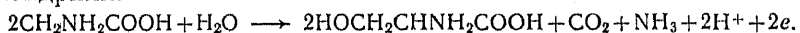
кислота  $\text{НОСН}_2\text{COOH}$ , образующаяся в хлоропластах из промежуточных соединений темнового цикла.

Под действием фермента оксидазы гликолевой кислоты и очень активного флавопротеина происходит окисление гликолевой кислоты кислородом с образованием глиоксильевой кислоты и перекиси водорода:



Ферментные системы, образующие и использующие перекись водорода, локализованы в специальных органеллах — пероксисомах. Это — микротельца, имеющие форму овальных гранул с однослойной мембраной. Содержимое пероксисом состоит из мелкозернистого материала и образует плотную и однородную сердцевину, средний диаметр их 0,6—0,7 мкм. Пероксисомы развиваются из эндоплазматической сети и по размеру напоминают митохондрии, но резко отличаются по строению и ферментному составу. Они содержат большое количество каталазы, флавопротеидов и пероксидаз и лишены цитохромов и дегидрогеназ цикла Кребса.

Фотодыхание осуществляется в несколько этапов. В пероксисомах продукт окисления гликолевой кислоты при участии фермента глутаматглиоксيلاتаминотрансферазы образует глицин —  $\text{CH}_2\text{NH}_2\text{COOH}$ . Дальнейшее декарбоксилирование и превращение глицина в серин с выделением  $\text{CO}_2$  происходят в митохондриях:



Часть образовавшейся в пероксисомах глиоксильевой кислоты может мигрировать в хлоропласты и восстанавливаться до гликолевой кислоты. Установлено, что в естественных условиях на фотодыхание может расходоваться значительная часть «восстановительной силы». Считается, что продуктивность ряда сельскохозяйственных культур можно значительно повысить, если будет найден способ подавлять процесс фотодыхания, достигающий у некоторых растений значительных размеров. На фотодыхание может расходоваться более 50% накопленной в процессе фотосинтеза «восстановительной силы» (А. Ленинджер).

## ЭНДОГЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Хлоропласт — одна из самых сложных и интересных по своей структуре и энергопреобразующей функции клеточная органелла, имеющая относительную генетическую автономность и само-

производящую систему с определенной генетической непрерывностью в ряде поколений. Геном хлоропластов и его реализация изучены еще недостаточно, пока не совсем ясны и ядерно-хлоропластные и хлоропластно-цитоплазматические взаимоотношения.

Исследования показали, что функция фотосинтеза и ее эндогенная регуляция находятся под двойным контролем геномов ядра и хлоропластов. Молекулярно-биологическая организация хлоропласта и механизм экспрессии его генома связаны с уровнем содержания метаболитов фотосинтетического восстановления углерода и белков хлоропластов, кодированных в ядре. Показано, что переполнение крахмалом хлоропласта (иногда до 90% объема) вызывает значительные изменения тилакоидных мембран, что приводит к снижению интенсивности фотосинтеза. У растений с  $C_4$ -типом фотосинтеза повышенное содержание малата и аспартата ингибирует фермент ФЕП-карбоксилазу, что отрицательно влияет на фиксацию  $CO_2$ .

Эндогенная регуляция фотосинтеза целого растения основывается на взаимодействии источника и акцептора ассимилятов системы source — sink (источник — сток).

Транспорт и концентрация ассимилятов являются основными факторами регуляции фотосинтеза на организменном уровне и обуславливают частичную автономность фотосинтеза и ростовых функций.

К факторам внутренней регуляции фотосинтеза целого растения относятся также эпигенетические и морфообразовательные процессы аттрагирующих центров с большим фондом активных генов и новообразования структур или направленный синтез запасных веществ. Фитогормоны и ингибиторы оказывают действие на ближний и дальний транспорт ассимилятов.

Установлено, что некоторые фитогормоны синтезируются в хлоропласте. Это прежде всего фенольные ингибиторы, например коричная и паракумаровая кислоты, синтез которых связан с шикиматным путем фотосинтетического метаболизма. Показано, что в этиолированных проростках ингибиторы полностью отсутствуют, а содержится много ауксинов и гиббереллинов. При освещении фотосинтез и синтез ингибиторов в проростках восстанавливаются. В хлоропластах обнаружена абсцизовая кислота и на тилакоидных мембранах — гиббереллины.

Фитогормоны непосредственно влияют на интенсивность фотосинтеза через механизм движения устьиц и поступление  $CO_2$ . В движении устьиц — открытии и закрывании — участвуют абсцизовая кислота и цитокинины. Гибберелловая кислота в этиолированных хлоропластах активирует фотофосфорилирование, а цитокинины индуцируют в них синтез белков. Цитокинины активируют синтез хлорофилла в листьях (А. Т. Мокроносов).

## ЗАМЕДЛЕННАЯ ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЕЕ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ

В последнее десятилетие в СССР и за рубежом интенсивно ведутся исследования явления флуоресценции и первичных процессов фотосинтеза у высших и низших зеленых растений в связи с их физиологическим состоянием.

Известно, что молекула хлорофилла, находящаяся в электронно-возбужденном состоянии, может потерять свою энергию, вернувшись в основное состояние, несколькими способами. Один из них состоит в испускании молекулой кванта света — флуоресценция (люминесценция)\*.

По механизму преобразования энергии возбуждения флуоресценция, как правило, является спонтанной люминесценцией, поэтому длительность ( $\tau$ ) ее определяется периодом существования на возбужденном уровне с временем послесвечения  $10^{-8}$ — $10^{-9}$  с.

Абсолютную интенсивность испускаемого света и спектральные свойства флуоресцентного излучения определяют методом флуоресцентной спектроскопии. Несмотря на то что интенсивность флуоресценции чрезвычайно мала, чувствительность метода значительно выше, чем при измерении поглощения света. Флуоресцентная спектроскопия относится к числу важных аналитических методов.

Для оценки эффективности работы фотосинтетического аппарата растений и устойчивости его к различным внешним воздействиям разработаны методы учета интенсивности замедленной флуоресценции (Д. Н. Маторин, П. С. Венедиктов, А. Б. Рубин, А. А. Красновский, В. С. Маренков, И. Р. Васильев и др.).

Замедленная флуоресценция (ЗФ) фотосинтезирующих организмов, открытая в 1951 г. Б. Стрелером и В. Арнольдом (США), в настоящее время широко используется при изучении механизмов реакций фотосинтеза и их связи с физиологическим состоянием растений.

Замедленная флуоресценция — биофизический метод, несущий информацию о функционировании первичных реакций фотосинтеза в интактных объектах или послесвечения фотосинтезирующих организмов.

Кратко природу возникновения и механизм замедленной

---

\* Энергия электронов при переходе из возбужденного состояния в основное может выделяться различными путями: 1) потеря в виде тепла; 2) в виде излучения (флуоресценция); 3) фотохимическая работа (в РЦ); 4) возбуждение соседних молекул (перенос энергии к фотохимическим центрам).

флуоресценции у фотосинтезирующих организмов можно представить следующим образом.

Сравнительное изучение спектров излучения быстрой ( $10^{-9}$  с) и замедленной (в мс) флуоресценций показало их сходство. На этом основании был сделан вывод, что ЗФ возникает при излучательной дезактивации первого синглетного возбужденного состояния хлорофилла.

Вместе с тем в отличие от быстрой флуоресценции хлорофилла растений, которая затухает за время порядка  $10^{-8}$ — $10^{-9}$  с, длительность замедленной флуоресценции значительно превышает собственное время синглетного возбужденного состояния хлорофилла. Это показывает, что ЗФ обусловлена вторичным возбуждением хлорофилла при обратных реакциях образовавшихся на свету фотопродуктов.

Кинетика замедленной флуоресценции очень сложна и многокомпонентна. Это обусловлено тем, что стадии стабилизации запасенной энергии света обратимы и могут генерировать возбужденное состояние хлорофилла.

Установлено, что ЗФ зеленых растений возникнет в основном в реакционных центрах фотосистемы II и очень слабая ЗФ может наблюдаться в фотосистеме I.

При рекомбинации\* возбужденных молекул реакционного центра часть образующейся при этом энергии передается молекулам светособирающего хлорофилла, который излучает ее в виде квантов замедленной флуоресценции.

Необходимо отметить, что интенсивность ЗФ пропорциональна скорости реакций рекомбинации зарядов в реакционных центрах (РЦ) и концентрации реакционных центров с разделенными зарядами, а также скорости переноса электронов по ЭТЦ, которая изменяется в зависимости от внешних условий. Насыщение ЗФ зависит от интенсивности освещения и количества молекул хлорофилла в фотосинтетической единице, «обслуживающих» реакционный центр.

Явление замедленной флуоресценции наблюдается у всех видов фотосинтезирующих организмов. Наличие флуоресценции тесно связано с функциональной целостностью фотосинтетического аппарата. Этиолированные листья, мутанты растений и водорослей с неактивными фотохимическими реакционными центрами не испускают замедленной флуоресценции.

С помощью метода ЗФ можно получить информацию о состоянии первичных процессов фотосинтеза, а именно: о повреждении акцепторов фотосистемы второй (ФС II) или замедлении

---

\* Рекомбинация—это обратный процесс ионизации, при котором ионы противоположных знаков, соединяясь, образуют нейтральную молекулу; соединение электрона и ионизированного атома с образованием нейтрального атома.

транспорта электронов после фотосистемы II; повреждении РЦФС I, принимающего электрон после ФС II, что вызывает замедление затухания ЗФ; повреждении системы разложения воды, что приводит к подавлению долгоживущих компонентов системы с  $\tau > 20$  мс, кроме того, происходит исчезновение осцилляций кислородвыделяющей системы.

Таким образом, формы световой зависимости и кривой затухания ЗФ могут характеризовать скорость электронного транспорта в ЭТЦ до и после ФС II; исследование осцилляций ЗФ при освещении серией коротких вспышек является тестом на активность кислородвыделяющей системы и кинетических ее состояний.

Возможности использования метода ЗФ для характеристики фотосинтетического аппарата были испытаны и проверены на различных объектах, что подтвердило целесообразность его применения в прикладных исследованиях.

Метод ЗФ характеризуется высокой чувствительностью, надежностью, экспрессностью и возможностью автоматизации получаемой информации интактных объектов в полевых условиях.

В заключение следует сказать, что метод замедленной флуоресценции имеет большие потенциальные возможности для широкого внедрения в практику исследований по физиологии растений, для оценки гербицидной активности химических соединений, в практической селекции растений, для выявления устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды, исследования температурной адаптации растений, а также в экологии, гидробиологии и океанологии.

Как свидетельствуют Д. Н. Маторин, П. С. Венедиктов, А. Б. Рубин, на кафедре биофизики МГУ разработаны такие конструкции портативных переносных устройств с автономным питанием, которые могут быть использованы в полевых условиях или передвижных лабораториях. Разработанные методы и аппаратура успешно используются в селекционной практике в ряде сельскохозяйственных учреждений нашей страны и за рубежом.

## **ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ И ОСОБЕННОСТЕЙ РАСТЕНИЙ НА ФОТОСИНТЕЗ**

Сложный фотосинтетический аппарат растений сформировался в процессе эволюции на протяжении многих миллионов лет. Фотосинтез — это фотохимический и сложный физиологический процессы, которые осуществляются в живом растении и в большой мере зависят от его физиологического состояния, а также от состояния отдельных тканей, клеток и органелл, в частности хлоропластов.

Развитие науки о фотосинтезе привело к правильному пониманию всей сложности взаимосвязей живого организма с внеш-

ней средой. Интенсивность фотосинтеза, ассимиляционного процесса, неодинакова на протяжении жизни растений.

Необходимо различать понятия интенсивность и продуктивность фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза — это количество  $\text{CO}_2$ , которое усваивается единицей листовой поверхности за единицу времени. Она колеблется в пределах 5—25 мг углекислого газа на  $1 \text{ дм}^2$  в 1 ч. Чистой суточной продуктивностью фотосинтеза называется отношение суточного увеличения массы всего растения (в г) к площади листьев. В большинстве случаев она составляет 5—12 г сухого вещества урожая на  $1 \text{ м}^2$  листьев в сутки.

Существует ряд методов, с помощью которых можно определить интенсивность усвоения углерода растением. Основные из них следующие: 1) газометрическое определение интенсивности фотосинтеза в естественных условиях; 2) радиометрический метод определения интенсивности фотосинтеза; 3) определение «чистой» продуктивности фотосинтеза; 4) метод инфракрасной спектроскопии; 5) манометрический метод определения интенсивности фотосинтеза; 6) метод определения фотосинтеза у водорослей по количеству выделенного в воду кислорода.

Интенсивность фотосинтеза у большинства растений возрастает постепенно от начала развития до фазы бутонизации — цветения, когда достигает своего максимума, а затем начинает убывать. Это, очевидно, связано с тем, что в период цветения и завязывания плодов происходит усиленное движение ассимилятов из листьев в органы воспроизведения — плоды, что, в свою очередь, способствует повышению интенсивности фотосинтеза, ассимиляционных процессов. Затем наступает снижение интенсивности фотосинтеза как результат общего старения и ослабления растительного организма.

У разных типов растений наблюдаются значительные различия в приросте органического вещества. Например, скороспелые растения с коротким вегетационным периодом раньше переходят к стеблеванию и плодоношению, поэтому они менее урожайны, чем позднеспелые, с более продолжительным вегетационным периодом. Вот почему в северных районах целесообразно возделывать скороспелые сорта, а в районах с более длительным периодом вегетации — позднеспелые.

### **СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА**

Как уже сказано выше, образование и накопление хлорофилла в зеленом листе происходят исключительно под действием лучистой энергии. Для нормального функционирования зеленых растений необходимо определенное количество хлорофилла в листьях.

Оптические свойства листьев растений разных видов

определяются в основном содержанием пигментов в хлоропластах. Существует определенная зависимость — положительная корреляция между содержанием пигментов в листьях и величиной коэффициента поглощения лучистой энергии.

Так, коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) темно-зелеными листьями растений кукурузы (гибрид Буковинский 3) составляет 0,669, а светло-зелеными (сорт Киевский 8) — 0,622. В листьях разных растений при повышении содержания пигментов хлоропластов, в частности хлорофилла, наблюдается постепенное увеличение поглощения сначала в сине-фиолетовой и красной, а затем в желто-зеленой и красной областях спектра. Если содержание зеленых пигментов в желтом листе очень мало, то при увеличении их количества в значительной мере повышается коэффициент поглощения и уменьшаются коэффициенты отражения и пропускания лучей. При увеличении содержания хлорофилла в темно-зеленых листьях коэффициенты поглощения, отражения и пропускания света изменяются незначительно. А. С. Оканенко наблюдал высокую интенсивность фотосинтеза в светло-зеленых листьях сахарной свеклы в полуденные часы солнечного дня, тогда как в вечерние, наоборот, ассимиляция  $\text{CO}_2$  была относительно выше в темно-зеленых листьях с большим содержанием хлорофилла.

Образование хлорофилла в растениях с некоторым запасом создает благоприятные условия для интенсивного фотосинтеза в утренние и вечерние часы, когда температура воздуха умеренная, напряжение водного фактора невысокое и нет перегрева растений. Поэтому утром и вечером фотосинтез у растений с достаточным запасом хлорофилла наиболее интенсивный. О степени использования растением фотохимической активности хлорофилла можно судить по так называемому ассимиляционному числу, которое соответствует количеству углекислого газа, ассимилированного единицей хлорофилла (по массе) в единицу времени. У растений с темно-зелеными листьями оно невелико, а у бледно-зеленых растений — более высокое.

Основное поглощение солнечной радиации происходит в верхних ярусах посева. В листьях этих ярусов содержится и наибольшее количество хлорофилла. Лучистую энергию, падающую на лист, частично поглощают, а частично отражают и пропускают ткани листа.

Этот процесс можно изобразить формулой

$$Q = R + T + A,$$

где  $Q$  — количество радиации, падающей на лист;  $R$ ,  $T$ ,  $A$  — соответственно отраженная, пропущенная и поглощенная радиация, % падающей радиации (эти показатели в значительной мере зависят от содержания хлорофилла в листьях).

Следовательно, количество хлорофилла — важный фактор, влияющий на деятельность фотосинтетического аппарата. Поэтому в сельскохозяйственной практике нужно всегда обеспечивать достаточное содержание хлорофилла в растениях, создавая оптимальную структуру посевов и внося необходимые элементы питания (азот, калий, фосфор, магний, микроэлементы).

### ИНТЕНСИВНОСТЬ И СПЕКТРАЛЬНЫЙ СОСТАВ СВЕТА

Движущей силой фотосинтеза является поглощенная листьями энергия солнечной радиации. Установлена определенная зависимость фотосинтеза от интенсивности и спектрального состава света. Солнце излучает на Землю  $42^{21}$  кДж энергии в год, а это значит, что на каждый гектар земной поверхности приходится энергия, эквивалентная 8,75 млн кВт·ч. Свет, излучаемый поверхностью солнца, состоит главным образом из лучей с длиной волн 300—2000 нм. Однако основная световая энергия, достигающая атмосферы Земли, приходится на довольно узкий диапазон длин волн. Водяные пары поглощают большую часть инфракрасных лучей (850—1300 нм), озон и углекислый газ обеспечивают дальнейшую фильтрацию света. В результате в атмосфере Земли образуется как бы окно, через которое проходит часть излучаемого солнцем света, так называемый видимый свет.

На рисунке 37 приведены спектр видимых лучей и действие их на фотосинтез, биосинтез хлорофилла и на другие процессы жизнедеятельности растения: тропизмы, фотоморфогенез, прорастание семян, фотопериодические реакции. Длина волн, лучше воспринимаемых глазом животных, эффективна также и для фотосинтеза. Каждый из упомянутых выше процессов осуществляется с помощью пигментов, которые избирательно передают световую энергию на организованные химические системы, ответственные за фотосинтез, и «пусковые» (триггерные) системы — тропизмы, фотопериодизм, процессы изменения окраски, а также зрение у животных.

Фотосинтез возможен при минимальной интенсивности света, например при свете вечерней зари, а на широте  $60^\circ$  он не приостанавливается во время летних белых ночей. При увеличении интенсивности света до  $\frac{1}{3}$  полного солнечного света интенсивность фотосинтеза возрастает. В дальнейшем при более высокой освещенности наблюдается незначительное повышение, а при еще более высоких интенсивностях света ( $250\,000 \text{ эрг} \cdot \text{см}^2 \text{ с}^{-1}$ ), когда световые кривые идут параллельно оси абсцисс (рис. 38), наступает световое насыщение фотосинтеза (А. А. Ничипорovich).

Максимальная интенсивность света, которая выше светового насыщения ( $400\,000$ — $500\,000 \text{ эрг} \cdot \text{см}^2 \text{ с}^{-1}$ ), может вызвать раз-



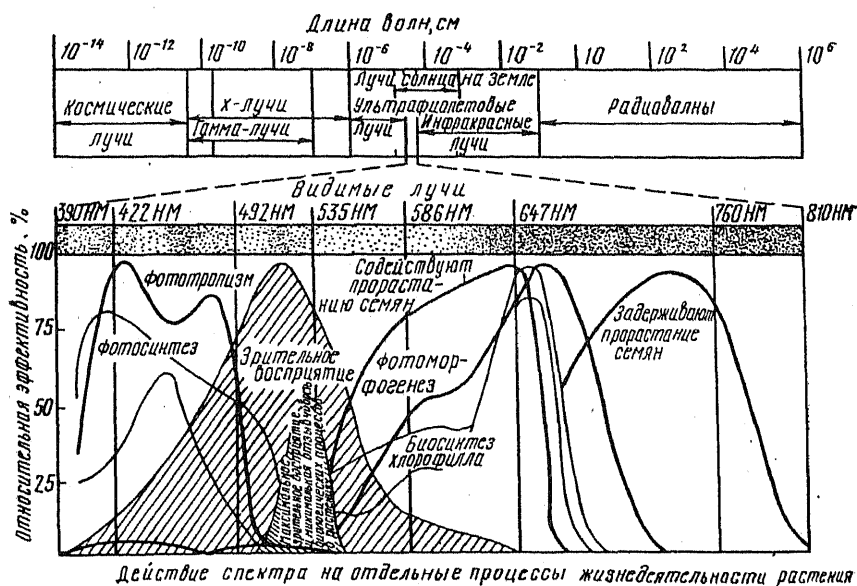


Рис. 37. Солнечный спектр и его влияние на отдельные процессы жизнедеятельности растений (по L. Machlis and J. Torrey).

рушение фотосинтетического аппарата в результате вредного действия фотоокисления и инактивации ферментов. Дело в том, что при насыщении светом создается избыточное количество возбужденных молекул хлорофилла, энергия которых используется не на фотосинтез, а на другие неспецифические фотореакции, на фотоокисление ферментов, в частности карбоксилазы и др.

Состояние светового насыщения фотосинтеза свидетельствует о том, что свет не является лимитирующим фактором для осуществления фотохимических реакций. Однако абсолютная величина светового насыщения, наклон световой кривой могут в значительной мере изменяться в зависимости от условий. Одни факторы — температура, концентрация углекислого газа, возраст листьев, система ферментов, адаптация к сильному или слабому освещению — влияют на процесс усвоения  $\text{CO}_2$  и вызывают снижение скорости светового насыщения фотосинтеза. Вследствие этого уменьшается наклон кривой светового насыщения. Другие факторы — содержание хлорофилла, отсутствие марганца, акцепторов электронов и т. д. — влияют на фотохимический процесс и также могут изменять световую кривую (А. Т. Андреева). При повышении интенсивности света и концентрации углекислого газа светового насыщения не наблюдается.

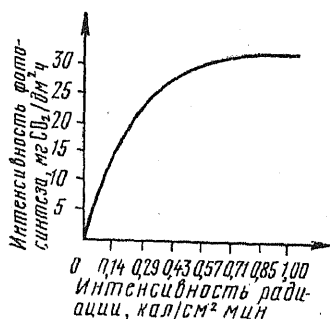


Рис. 38. Световая кривая фотосинтеза листьев светолюбивых растений.

При высоком содержании  $\text{CO}_2$  в окружающей среде наклон световой кривой фотосинтеза влияет также и температурный фактор. Форма световых кривых в значительной мере зависит от адаптации растений к интенсивному или слабому освещению. Так, у светолюбивых

пород (лиственница, белая акация) фотосинтез возрастает с увеличением интенсивности света до полного освещения; у теневыносливых растений (бук, самшит, тис) при утреннем и вечернем освещении наблюдается максимальный фотосинтез, тогда как при более интенсивном освещении усвоение  $\text{CO}_2$  уменьшается.

Приспособленность растений к высокой напряженности светового фактора достигается за счет значительного уменьшения относительного количества хлорофилла *b* и ксантофиллов. Светолюбивость проявляется в значительном уменьшении содержания зеленых пигментов и соответствующем повышении количества каротиноидов. У светолюбивых растений часто наблюдается усиленное развитие ассимилирующей ткани палисадной паренхимы, состоящей из нескольких слоев клеток меньшей величины по сравнению с теневыносливыми растениями, число устьиц на единице поверхности значительно больше, поэтому углекислый газ быстрее проникает внутрь листа. У теневыносливых растений эпидермис образует чечевичеобразные выросты и сосочки, которые концентрируют свет. Эти растения содержат большое количество хлорофилла, хлоропласты у них больших размеров. Теневыносливые растения на открытом месте угнетаются и лучше развиваются при уменьшении общего количества света.

В естественных условиях физиологически активная радиация (380—710 нм) состоит из прямых солнечных лучей и рассеянного света, интенсивность которого равна  $\frac{1}{3}$  прямой солнечной радиации. В рассеянном свете на долю ФАР приходится до 90%, т. е. рассеянный свет почти полностью может быть поглощен растениями. В прямых солнечных лучах в полуденные часы наиболее интенсивна желто-зеленая часть спектра, пропускаемая хлорофиллом. Вследствие этого хлоропласт не перегревается. На рассеянном свету хлорофилл поглощает тем больше энергии, чем меньше его интенсивность.

Все это свидетельствует о приспособленности листьев к по-

глощению и рациональному использованию лучистой энергии. Поглощение лучистой энергии листьями в области спектра 380—710 нм относительно постоянно для большинства видов растений и составляет около 80%; такое постоянство обуславливается главным образом избыточным содержанием хлорофилла в листьях, т. е. определенным его запасом. Доказано также, что при интенсивном свете у растений образуется больше углеводов, а при малой освещенности синтезируется относительно больше азотистых соединений. В посевах растений в результате самозатенения интенсивность света незначительна, что часто является причиной снижения урожайности.

Для образования хлорофилла достаточно короткого периода освещения (несколько секунд или минут). При этом наиболее активными являются оранжево-красные лучи. Однако все участки спектра в области 380—710 нм эффективны для образования хлорофилла и различаются лишь активностью, которая не всегда бывает одинаковой. Согласно квантовой теории света, один джоуль красных лучей содержит в 1,5 раза больше квантов, чем один джоуль сине-фиолетовых лучей. Следовательно, по закону Эйнштейна, красный свет более эффективен для фотосинтеза.

На основании этого можно было бы ожидать, что спектр фотосинтеза листа должен совпадать со спектром поглощения хлорофилла. Однако такого совпадения не наблюдается, поскольку хлорофилл в растении представлен разными формами и каждая из них имеет свои максимумы поглощения в красной области спектра. Растения, кроме хлорофилла, содержат большую группу «сопровождающих пигментов», которые также участвуют в поглощении лучистой энергии, специфических фотореакциях и, возможно, в процессе фотосинтеза. Изучение действия спектров монохроматического света на фотосинтез также свидетельствует об отсутствии совпадения со спектрами поглощения хлорофилла, что связано с существованием двух фотохимических реакций фотосинтеза, осуществляемых с участием различных пигментов.

Сравнительное исследование интенсивности фотосинтеза в некоторых растениях при освещении ниже светового насыщения показало, что интенсивность фотосинтеза была максимальной в красной и минимальной в синей и зеленой частях спектра. При световом насыщении максимальные скорости фотосинтеза для лучей разной длины волны были почти одинаковыми. При выравнивании освещения по количеству падающих или поглощенных квантов кривые фотосинтеза для красного, синего и белого света совпадали.

Установлено, что качество света влияет не на первичные фотохимические реакции, а на дальнейшее превращение промежуточных продуктов и направленность процесса фотосинтеза. Коротковолновый свет способствует образованию в процессе фото-

синтеза аминокислот, белков, органических кислот, а освещение длинноволновыми лучами — образованию и накоплению углеводов (Н. П. Воскресенская).

### **ХОД ФОТОСИНТЕЗА НА ПРОТЯЖЕНИИ ДНЯ**

Интенсивность фотосинтеза на протяжении дня неодинакова, его максимумы перемещаются в зависимости от интенсивности света и температуры.

Фотосинтез может быть изображен кривыми двух основных типов: первая — с максимумом в полуденные часы, вторая — с двумя максимумами, которые приходятся на до- и послеполуденные часы. Первая кривая характерна для умеренного климата средних широт, а вторая — для более жаркого климата. Падение кривой интенсивности фотосинтеза в полуденные часы свойственно многим видам растений. При значительном повышении интенсивности солнечной радиации и при увеличении водного дефицита в полуденные часы в летние жаркие дни в умеренных широтах наблюдается перемещение максимума фотосинтеза на утренние и послеполуденные часы. Одной из причин этого является фототаксис («тактические» реакции) хлоропластов.

Каждый хлоропласт в клетке передвигается независимо от потока цитоплазмы. При умеренном освещении хлоропласты собираются на освещенных передних стенках так, чтобы подставить свету свое наибольшее сечение (анти-, эпи- и диастрофия, рис. 39). В условиях интенсивного прямого света хлоропласты поворачивают свои оси параллельно световому потоку и выстраиваются вдоль боковых стенок клетки (парастрофия). Ночью хлоропласты принимают характерное «ночное положение», собираясь возле ядра, и распределяются по всей цитоплазме или возле внутренних стенок (апострофия).

Исследования показали, что фототаксис хлоропластов под действием света неодинакового спектрального состава проявляется по-разному и что при соответствующей интенсивности света могут изменяться также и размеры хлоропластов. Например, у шпината средний объем хлоропластов после освещения уменьшается до 51—78%.

Таким образом, «тактические» реакции хлоропластов в клетках могут существенно влиять на оптические свойства листьев и степень поглощения света хлоропластами и листом в целом, а следовательно, на интенсивность и продуктивность фотосинтеза.

В лаборатории фотосинтеза Украинской сельскохозяйственной академии установлено, что одним из основных факторов повышения коэффициента поглощения ФАР в посевах кукурузы в пасмурную погоду может быть изменение оптических свойств листа под влиянием «тактических» реакций хлоропластов.

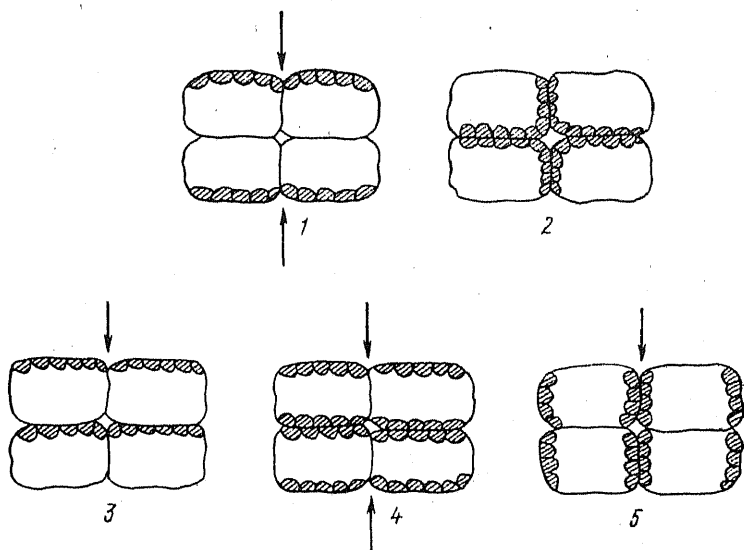


Рис. 39. «Тактические» реакции хлоропластов:  
1 — эпистрофия; 2 — апострофия; 3 — антистрофия; 4 — диастрофия; 5 — парастрофия.

### ТЕМПЕРАТУРА

Температура влияет на все процессы жизнедеятельности растения. На температурной кривой имеются три основные точки фотосинтеза: минимум, оптимум, максимум. При повышении температуры до 25—35 °С интенсивность фотосинтеза увеличивается. Это свидетельствует о том, что фотосинтез включает не только световые фотохимические, но и обычные ферментативные биохимические реакции, которые не требуют света. Четкое влияние температуры на фотосинтез можно наблюдать только при высокой интенсивности света, что обусловлено фотохимической и ферментной системами, имеющими различную мощность, продуктивность и пропускную способность. Кроме того, изменение температурного режима не оказывает заметного влияния на скорость фотохимических реакций, тогда как темновые ферментативные реакции чувствительны к ним. При этом потенциальная мощность и продуктивность фотохимических систем выше, чем пропускная способность ферментной системы. Поэтому при низкой интенсивности света фотосинтез лимитируется главным образом функционированием фотохимической системы, а при высоких — ферментных систем, для которых температура является одним из важных факторов.

Температуры воздуха и ассимилирующих органов неодинаковы. Наблюдения с применением электротермопары свидетель-

ствуют о значительно больших колебаниях температуры листьев, чем окружающей атмосферы. Температура поверхности растений в значительной мере зависит от их окраски. Например, при температуре воздуха, окружающего растение иван-да-марья, 23 °С температура тканей цветков 33 °С. Температура желтых цветков на 6—8 °С выше окружающей. Температура листьев зависит прежде всего от угла падения на них солнечных лучей. При расположении листьев параллельно линии падения солнечных лучей перегрева не наблюдается.

Нижняя температурная граница, при которой может осуществляться фотосинтез, около —5 °С, наиболее благоприятной для фотосинтеза считают температуру 25 °С.

### **ВОДА**

Водный фактор имеет первоочередное значение для нормального осуществления фотосинтетических функций растений. Значение воды в процессе фотосинтеза обуславливается ее участием в фотохимических и энзиматических реакциях. От степени обводненности тканей растения зависит поглощение энергии солнечной радиации, поступление и ассимиляция углекислого газа, направленность ферментативных реакций, интенсивность транспирации и т. д.

Условия водного режима в значительной мере влияют на структуру хлоропластов, биосинтез и содержание пигментов в листьях растений, образование листовой поверхности. Электронно-микроскопические исследования хлоропластов гречихи показали, что при водном дефиците в листьях происходит дегградация уже сформированных хлоропластов, уменьшается количество тилакоидов гран и стромы, упрощается строение их мембран. Содержание хлорофилла в листьях при дефиците влаги в почве не уменьшается, а даже возрастает. Однако его состояние, в частности связь с белками, подвергается глубоким изменениям. При дефиците влаги в тканях листьев количество слабо- и среднесвязанной воды уменьшается, а прочносвязанной — увеличивается. Снижение степени обводненности листьев сопровождается резким ослаблением водородных связей в хлороглобине, о чем свидетельствует более легкое извлечение хлорофилла *a* и *b* полярными и неполярными растворителями; это объясняется меньшим количеством молекул воды, способных к диссоциации и образованию структурированных комплексных соединений (хлороглобина).

Основным компонентом, определяющим оптические свойства листьев растений, являются пигменты, содержащиеся в хлоропластах. Определение коэффициента поглощения энергии ФАР листьями озимой пшеницы показало, что при снижении влажности почвы с 80 до 40% ПВ коэффициент поглощения световой

энергии увеличивается, это обуславливается относительно большим содержанием в листьях пигментов и приводит к образованию органических веществ, богатых макроэргическими связями, и ксероморфной структуры тканей. Различие оптических параметров листьев озимой пшеницы при изменении условий водного режима почвы проявляется главным образом в желто-зеленом и оранжево-красном участках спектра, а именно при увеличении влажности почвы поглощение этих лучей усиливается. Коэффициент поглощения энергии ФАР озимой пшеницей при дефиците влаги в почве уменьшается в 1,5—2 раза по сравнению с условиями оптимального водного режима, что объясняется малоразвитой листовой поверхностью и снижением активности фотосинтетического аппарата.

Дефицит воды в листьях может быть общим показателем фотосинтеза, поскольку в нем отражается влияние влажности почвы и всех метеорологических факторов (температуры, влажности воздуха, радиационного режима и т. д.). Так, при дефиците влаги (8—12%) интенсивность фотосинтеза в листьях озимой пшеницы в июне резко уменьшалась (с 20 до 6—10 мг  $\text{CO}_2$  на 1  $\text{дм}^2$  в 1 ч).

#### МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Питание растений как интегральный процесс состоит из взаимосвязанных между собой потоков веществ и энергии, которые обуславливаются функциями фотосинтеза, дыханием и корневым питанием с их регуляторными системами.

Корневая система усваивает различные макро- и микроэлементы (N, P, K, S, Mg, Ca, Cl), которые являются компонентами фотосинтетического аппарата, хлоропластов и пигментов, ферментов, коферментов, белково-липидного комплекса.

Исследования, проведенные в лаборатории фотосинтеза Украинской сельскохозяйственной академии, показали, что тилакоиды, ламеллярно-гранулярная структура хлоропластов мезофилла листьев кукурузы формируются при оптимальном минеральном питании растений. При недостатке азота и фосфора в питательном субстрате наблюдаются глубокие изменения ультраструктуры хлоропластов, разрушаются (или не образуются) тилакоиды, грани и межгранальные ламеллы, появляются пузырьки и электронно-плотные тела. В хлоропластах клеток обкладочной паренхимы уменьшаются размеры и количество крахмальных зерен. Когда в питательном субстрате не хватает калия (K), структура хлоропластов мезофилла также подвергается изменениям — наблюдается упрощение тилакоидов и гран, образуется меньшее количество их. Исследованиями Ю. Г. Молотковского установлено, что катионы влияют на конформацию мембран хлоропластов и фотофосфорилирование. Так, хлоро-

## 9. Содержание пигментов в шестом листе кукурузы

Вариант	Хлорофилл <i>a+b</i>		Каротиноиды	
	абсолютное количество, мг/дм <sup>2</sup>	%	абсолютное количество, мг/дм <sup>2</sup>	%
NPK	5,50	100	1,09	100
NP	4,69	85,3	0,91	83,5
NK	4,21	76,5	0,95	87,1
PK	1,55	28,9	0,53	48,6

пласты в растворе сахарозы не имели тилакоидов, состояли из линейных мембран и обладали низкой функциональной активностью. Добавление в среду K, Na, Cl вызывало образование тилакоидов и стимулировало функциональные процессы. Индукция формирования тилакоидов и активация фотофосфорилирования связаны с превращением мембран под влиянием катионов в кислую форму, для которой характерно высокое содержание анионовых групп.

Содержание пигментов в листьях исследуемых растений свидетельствует, что наименьшее количество хлорофилла *a* и *b* отмечается при недостатке азота в питательном субстрате. При этом количество хлорофилла *a* уменьшается более чем в 4 раза, а хлорофилла *b* — почти в 2 раза по сравнению с нормальным питанием (NPK); при недостатке калия и фосфора содержание пигментов также снижается, однако в меньшей степени (табл. 9). Продуктивность растений (в г воздушно-сухой массы одного растения) составляла: NPK — 96, NP — 67, NK — 53, PK — 19.

Таким образом, при недостаточном азотном и фосфорном питании нарушаются ультраструктура и нормальная функция хлоропластов, биосинтез пигментов, что приводит к снижению продуктивности растений, т. е. устанавливается прямая зависимость между биосинтезом пигментов, структурой хлоропластов и продуктивностью растений.

Исключение азота из питательного субстрата (PK) приводило к резкому снижению поглощения лучистой энергии и уменьшению урожая корнеплодов сахарной свеклы; удвоение же дозы азота (N<sub>2</sub>PK) в питательной смеси способствовало усилению поглощения растениями энергии солнечной радиации на 2,4% и накоплению энергии в урожае (корнеплоды) на 16,5% по сравнению с растениями, получавшими нормальное питание (NPK). Изменением условий минерального питания можно регулировать накопление хлорофилла растением, а следовательно, и поглощение лучистой энергии.

Листья растений сахарной свеклы, выращиваемой на питательном субстрате без азота, поглощали 46,5% лучистой энер-



гии, а при достаточном питании азотом (NPK и N<sub>2</sub>PK) — соответственно 62,4 и 66,5%. При доминировании фосфорного питания (NP<sub>2</sub>K) поглощение лучистой энергии снижалось до 57,9%.

Таким образом, максимальное поглощение энергии ФАР связано с количеством удобрений, вносимых под растения, а также соотношением N, P, K в питательном субстрате. Доказано, что поглощение лучистой энергии листьями сахарной свеклы в области 400—500 нм более или менее постоянно и мало зависит от условий минерального питания, тогда как в участках спектра с длиной волн 500—600 нм и 600—700 нм разница в поглощении лучистой энергии в зависимости от условий питания достигала 16—20%. Минеральное питание в значительной мере влияет также на интенсивность фотосинтеза. Например, растения кукурузы поглотили 11 августа, мг CO<sub>2</sub> на 1 дм<sup>2</sup> в 1 ч: без удобрений — 8,8, при внесении NPK — 29,6, NP — 22,2, NK — 17,8, PK — 7,2.

Следовательно, элементы минерального питания в значительной степени влияют на продуктивность фотосинтеза сельскохозяйственных растений. Сбалансированное минеральное питание растений повышает поглощение и превращение лучистой энергии солнца, в свою очередь, оптимальный световой режим в посевах способствует повышению эффективности действия минеральных удобрений.

### КОНЦЕНТРАЦИЯ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА

Углекислый газ не является основным компонентом атмосферы и воды океанов. Однако значение его в различных природных равновесиях и процессах развития жизни на нашей планете огромно. Современная геохимическая эволюция атмосферы характеризуется повышением содержания CO<sub>2</sub> в воздухе в результате интенсивного использования человеком ископаемого топлива, т. е. постепенно увеличивается количество антропогенного углерода.

Круговорот углерода в природе имеет несколько циклов, которые различаются интенсивностью обменных потоков. Наиболее характерны и интенсивны следующие процессы: фотосинтез; биологическое окисление — дыхание и брожение; взаимодействие океан — атмосфера. Океан способен поглотить около 25% углекислого газа, ежегодно поступающего в атмосферу в результате сжигания топлива. В атмосфере остается почти 50% антропогенного CO<sub>2</sub>.

Содержание углекислого газа в воздухе пополняется также за счет извержения вулканов. Кроме того, углекислый газ, растворяясь в циркулирующих на поверхности Земли водах, облегчает выветривание горных пород, известняков и доломитов, оседание и растворение карбонатов, что также способствует увели-

чению его количества в воздухе. Благодаря наличию углекислого газа и водяного пара в атмосфере поддерживается температура земной поверхности.

Атмосфера Земли сравнительно хорошо пропускает коротковолновую солнечную радиацию, которая почти полностью поглощается земной поверхностью; нагревая ее, часть поглощенной энергии возвращается обратно в космическое пространство в виде инфракрасного излучения. Углекислый газ, находящийся в воздухе, интенсивно поглощает инфракрасные лучи, задерживая тем самым тепловую энергию в атмосфере и создавая так называемый парниковый эффект.

Подсчитано, что если бы количество  $\text{CO}_2$  в воздухе увеличилось в 2—3 раза, то температура поверхности Земли повысилась бы на  $0,8^\circ\text{C}$ , а при отсутствии этого газа в воздухе температура значительно бы снизилась, что привело бы к осадждению влаги из атмосферы и дальнейшему снижению температуры.

Общее количество углекислого газа, которое ассимилируется зеленой растительностью земного шара, ежегодно достигает  $0,4 \cdot 10^{11}$  т, из которых половина приходится на растения суши, а остальное — на растения морей и океанов. Таким образом, количество ассимилированного углекислого газа достигает 10% его запаса в атмосфере. Общая продукция органического вещества, синтезируемого растительностью на нашей планете, в пересчете на глюкозу составляет около 450 млрд т в год, она является материальной базой жизни на Земле. В процессе фотосинтеза растения выделяют в атмосферу около 460 млрд т свободного молекулярного кислорода. Весь имеющийся в нашей атмосфере кислород выделен зелеными растениями в процессе фотосинтеза.

Исследования показали, что обычное содержание (0,03%) углекислого газа является минимальным, поэтому увеличение его в атмосфере всегда приводит к повышению энергии фотосинтеза и положительно влияет на растения. При увеличении содержания  $\text{CO}_2$  в приземном слое воздуха с 0,03 до 0,08% интенсивность фотосинтеза возрастает в 2—3 раза. Поэтому для повышения урожайности начали применять в оранжереях, теплицах и даже в полевых условиях искусственное обогащение воздуха углекислым газом.

Управление углеродным питанием растений изучается давно и уже применяется на практике. Экспериментально установлено, что удобрение растений  $\text{CO}_2$  в защищенном грунте усиливает их плодоношение, в листьях повышается количество хлорофилла, растения становятся более устойчивыми к вредителям и болезням.

Для овощных культур наиболее эффективной концентрацией  $\text{CO}_2$  в воздухе является 0,2—0,3%. В оранжереях, теплицах для обогащения воздуха  $\text{CO}_2$  раскладывают твердый «сухой лед»,

раздробленный на куски, приблизительно по 500 г каждый. На площадь теплицы 600 м<sup>2</sup> в мае—июне при использовании 3—4 раза в неделю расходуется 20—30 кг такого «сухого льда». Опыты показали, что урожай огурцов с указанной площади без удобрения СО<sub>2</sub> составил 1777 кг, а при удобрении — 2177 кг, т. е. увеличился на 22,5%. Увеличивая концентрацию СО<sub>2</sub> в теплицах до 0,3%, можно повысить урожай овощей на 20—50 и даже 100%.

При удобрении огурцов углекислым газом соотношение между тычиночными и пестичными цветками смещается в сторону пестичных, снижается окислительно-восстановительный потенциал, повышается каталазная активность листьев. Таким образом, увеличение концентрации СО<sub>2</sub> в воздухе оказывает значительное влияние на физиологические и биохимические процессы в растениях. В процессе фотосинтеза сельскохозяйственные растения на 1 га посева при обычных условиях роста усваивают из воздуха за день в среднем 120—250 кг углекислого газа. Установлено, что в 1 м<sup>3</sup> воздуха содержится в среднем 0,5 г СО<sub>2</sub> и для получения 1 г сахара растение должно усвоить 1,5 г углекислого газа, т. е. переработать 3 м<sup>3</sup> воздуха (А. А. Ничипорович). В фазы бутонизации и цветения, а также в период наиболее интенсивного роста корнеплодов сахарная свекла поглощает до 100 кг углекислого газа на 1 га в день. Такое его количество содержится в слое воздуха высотой 200 м над 1 га посева. Восходящими и нисходящими потоками воздуха нижний метровый слой его над растениями в течение 12-часового дня сменится 350 раз. Следовательно, на протяжении дня над площадью 1 га заменяется приблизительно 3 600 000 м<sup>3</sup> воздуха, т. е. через травостой растений может проходить до 1800 кг углекислого газа. Такое количество его при других благоприятных условиях может обеспечить образование свыше 500 кг сухой массы урожая на 1 га в день.

Приведенные расчеты свидетельствуют о колоссальной работе, выполняемой растениями при усвоении углекислого газа. Содержание СО<sub>2</sub> в атмосфере над травостоем изменяется в течение суток. Обычно днем в воздухе содержится меньше СО<sub>2</sub>, чем ночью. Распределение его в различных слоях атмосферы также неодинаково. Углекислый газ, как известно, тяжелее воздуха, и наибольшее количество его содержится в нижних, околоземных слоях атмосферы, а также в почве. Особенно много СО<sub>2</sub> в пахотном слое почвы (0,12—2,5%). В солнечные дни при активном фотосинтезе содержание углекислого газа в воздухе, окружающем растение, снижается до 0,012%.

Изучение влияния подкормки углекислым газом на культурные растения выявило сложную зависимость между концентрацией СО<sub>2</sub> в атмосфере и продуктивностью растений. Кроме субстратной функции, СО<sub>2</sub> как компонент питания растений

проявляет еще несубстратную функцию в фотосинтетическом метаболизме. Так, при исключении  $\text{CO}_2$  из окружающей среды наблюдается ингибирование фотоллиза (реакции Хилла), угнетение фотофосфорилирования и восстановление НАДФ (нециклическое фотофосфорилирование).

Таким образом, в процессе фотосинтеза углекислый газ действует в двух направлениях: на интенсивность реакций карбоксилирования (как субстрат для этих реакций) и на дисмутацию энергии. Кроме того, от  $\text{CO}_2$  зависит не только общее накопление растительной массы, но и ее химический состав.

При достаточном количестве  $\text{CO}_2$  в атмосфере в растении образуется больше сахаров, крахмала и меньше аминокислот и белков, а при недостатке его накапливается больше аминокислот и белков и меньше сахаров и крахмала. Установлено, что для образования единицы (по массе) урожая растения должны усвоить не менее двух единиц углекислого газа. Соотношение между количеством усвоенного в процессе фотосинтеза углекислого газа и накопленного сухого органического вещества называется коэффициентом эффективности фотосинтеза.

Основным источником для пополнения  $\text{CO}_2$  в воздухе является почва. В ней он образуется в результате дыхания микроорганизмов, окисления органических веществ, навоза, мертвых остатков, а также за счет дыхания корней растений. На выделение  $\text{CO}_2$  почвой влияет ряд факторов: запас органических веществ и элементов минерального питания, влажность, температура, структура почвы, время года и др. Этот процесс обуславливает непрерывный газообмен между почвой и атмосферой, и благодаря суточным колебаниям температуры, движению воздуха часть обогащенного углекислым газом почвенного воздуха выходит на поверхность, а атмосферный воздух, содержащий больше кислорода, поступает в почву. Этот процесс получил название «дыхание почвы».

Разные почвы выделяют неодинаковое количество  $\text{CO}_2$ : песчаная неудобренная — в среднем 2 кг на 1 га в 1 ч, суглинок — около 4, богатые перегноем черноземы разных типов — от 10 до 25, среднеудобренная почва — 5 кг на 1 га в 1 ч. Большое влияние на выделение углекислого газа почвой оказывают минеральные и органические вещества, необходимые для жизнедеятельности культурных растений и микроорганизмов. Поэтому внесение их в почву способствует образованию  $\text{CO}_2$  почвенной микрофлорой. Значительно возрастает выделение  $\text{CO}_2$  на хорошо удобренных перегноем почвах. Рыхление почвы также способствует усилению дыхания корней и жизнедеятельности бактерий, вследствие чего резко возрастает выделение углекислого газа из нее.

Следует также отметить, что на дыхание почвы влияет влажность. Положительная роль полива заключается не только в снабжении растений водой, но и в улучшении углекислотного режима. Следовательно, в определенных пределах можно повышать концентрацию  $\text{CO}_2$  в околосземном слое воздуха и тем самым улучшать углеродное питание растений.

Считалось, что углеродное питание растений обеспечивается за счет усвоения  $\text{CO}_2$  листьями растений на свету; однако работами советских ученых (А. Л. Курсанова, В. Л. Вознесенского и др.) доказано, что растения способны усваивать углекислый газ также из почвы корнями и транспортировать его в листья, где он с помощью лучистой энергии превращается в различные органические вещества. Пока еще не совсем выяснены все особенности этого явления. С помощью меченых атомов доказано, что количество углекислого газа, поглощенного корнями, может достигать 5% общего количества его, усвоенного растением. Усвоение  $\text{CO}_2$  через корни и передвижение его по растению осуществляются с участием глюкозы, поступающей из листьев в корневую систему и питающей ее. При этом глюкоза расщепляется, образуя две молекулы пировиноградной кислоты  $\text{CH}_3\text{COSOON}$ .

Применяя меченый углерод, доказали, что  $\text{C}^*\text{O}_2 + \text{CH}_3\text{COX} \times \text{COON} - \text{HOOC}^* \cdot \text{CH}_2\text{CO} \cdot \text{COON}$ , т. е. происходит карбоксилирование и образуется щавелевоуксусная кислота, которая, восстанавливаясь путем присоединения двух атомов водорода, превращается в яблочную кислоту  $\text{HOOCCH}_2\text{CHONCOON}$  — она и переносит почвенный  $\text{CO}_2$  вверх по стеблю в листья, где происходит ассимиляция  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  и других продуктов фотосинтеза (рис. 40).

Считают, что при карбоксилировании углекислый газ передвигается из корней в листья по сосудисто-волокнистым пучкам со скоростью 20—30 см в 1 ч у травянистых растений и несколько метров в 1 ч — у древесных.

Таким образом, установлено, что растения могут усваивать  $\text{CO}_2$  не только листьями из воздуха, но и через корневую систему. Это дает возможность влиять на углеродное питание растений с помощью минеральных удобрений. Лучшими в этом отношении являются карбонат аммония и карбонат калия.

#### **КУЛЬТУРА РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОГО ОСВЕЩЕНИЯ (СВЕТОКУЛЬТУРА)**

Давно было замечено, что нет качественного различия между действием электрического и солнечного света на растение. В 1865 г. А. С. Фаминцин при изучении фотосинтеза применил керосиновую лампу. Этим была доказана возможность фотосинтеза в условиях искусственного освещения. Опыт показал,

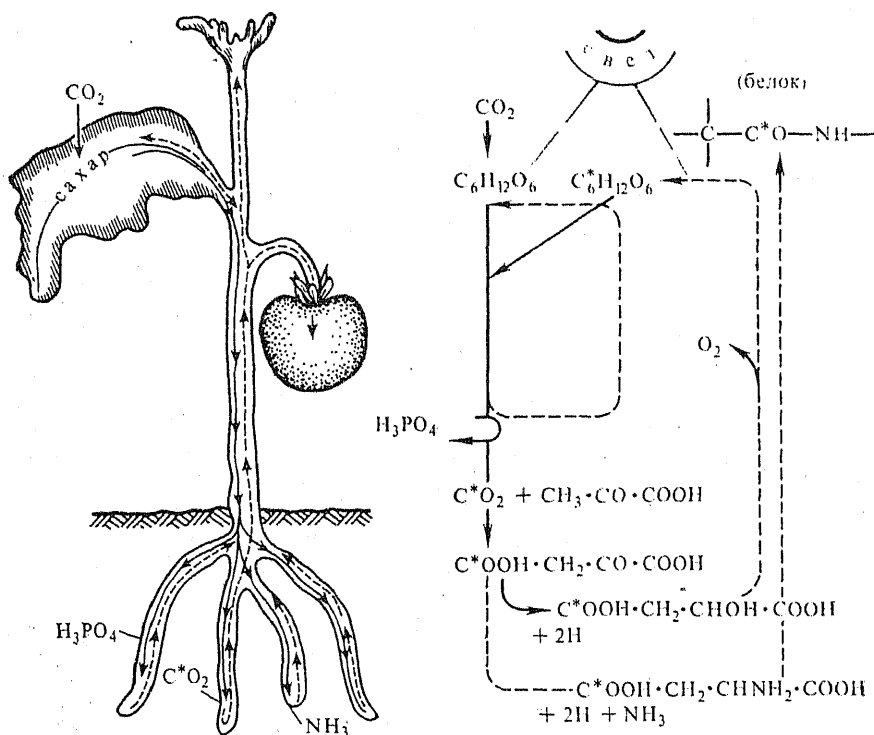


Рис. 40. Схема круговорота сахара и органических кислот в растении с участием углекислого газа почвы (по А. Л. Курсанову): непрерывной линией показан нисходящий ток сахаров, прерывистой — восходящий ток органических кислот.

что при таких условиях можно выращивать и наиболее ценные растения. В этом случае быстрее, чем в природе, удастся направить синтез органических веществ в нужную сторону. Созданы оранжереи, имеющие большие площади под стеклом, где используется исключительно свет электрических ламп. Вместе с тем нужно иметь в виду, что растениям необходимо не только достаточное количество света, но и соответствующее его качество, т. е. спектральный состав света должен обеспечивать их нормальные рост и развитие. Для разных культур необходима следующая минимальная сила освещения, лк: гороха — 1100, фасоли — 2400, ячменя, пшеницы — 1800, редьки — 4000, табака — 2800, кукурузы — 1400—8000, гречихи — 900—1100. Прямой солнечный свет в полдень дает 30 000—40 000 лк.

Свет обычных мощных ламп накаливания, которые используют для освещения, содержит мало лучей сине-фиолетовой части спектра и много лучей желто-красной, и особенно инфракрасной части спектра, поэтому он и кажется желтоватым. Сине-

фиолетовые лучи необходимы для формообразовательных процессов, поэтому растения, выращенные при свете обычных электрических ламп, недостаточно развиты и имеют вытянутую форму.

Однако разные виды растений неодинаково реагируют на состав поглощаемого ими света. Так, хлебные злаки, гречиха, фасоль, томат, лен, огурец, земляника и другие хорошо развиваются в условиях освещения электрическими лампами накаливания, а редис, салат, капуста, подсолнечник и другие очень чувствительны к недостатку сине-фиолетовых лучей и сильно вытягиваются.

Спектральный состав света значительно влияет на процессы жизнедеятельности растительных организмов, рост, развитие, фотопериодизм, движение, образование пигментов, окраску растений. Энергия кванта света разной длины волны неодинакова. Это одна из причин разнокачественного влияния различных лучей на растительный организм. Так, у красных лучей с длиной волны 620 нм энергия одного кванта равна  $3,17 \cdot 10^{-12}$  эрг, а у синих с длиной волны 440 нм —  $4,49 \cdot 10^{-12}$  эрг. Красные лучи стимулируют синтез хлорофилла, повышают фотохимическую активность хлоропластов, регулируют нуклеиновый обмен. При выращивании растений на красном свете образуется больше нуклеиновых кислот, что коррелирует с высоким содержанием фосфора нуклеотидов и с активностью фотофосфорилирования. Но накопление органических веществ, содержание РНК и ДНК, моносахаридов, фосфора нуклеотидов наиболее высокое при солнечном освещении. Спектральный состав света изменяет путь превращения фотосинтетически усвоенного углекислого газа. Фотореакция, вызванная синим светом, активирует путь фиксации  $\text{CO}_2$  в азотистые соединения и увеличивает накопление белков в клетках. Считают, что синий свет активирует цитохромоксидазу в хлоропластах, способствует окислительному фосфорилированию и стимулирует синтез аминокислот. Таким образом, спектральный состав света является регулятором реакций обмена веществ в растительном организме.

В настоящее время получили широкое распространение лампы дневного света — люминесцентные. Излучаемый ими свет по спектральному составу приближается к рассеянному дневному. Эти лампы экономически выгоднее. В них в свет превращается 30—40% электрической энергии, а в лампах накаливания — лишь 10%. По данным Б. С. Мошкова, расход электроэнергии на 1 г продукции овощей (салат) при использовании ламп накаливания составляет 0,6 кВт·ч, а люминесцентных — лишь 0,3 кВт·ч.

Светокультура может быть широко использована в селекции и для выявления потенциальной продуктивности сельскохозяйственных растений. Как показали исследования Б. С. Мошкова,

в светоустановках можно значительно повысить продуктивность растений и сократить время выведения новых сортов. Так, одно семя пшеницы (яровая форма) в условиях светокультуры дает 4000—5000 зерен вместо 20—25 в естественных полевых условиях. На 1 м<sup>2</sup> при искусственном освещении хорошо растут 20—25 растений. Три урожая в год, которые можно получать в этих условиях, дают в общем итоге 300 тыс. зерен, или 15 кг, или в пересчете на 1 га 150 т. Одно семя озимой пшеницы в светоустановке дает 2000 зерен. В условиях светокультуры на площади 10 м<sup>2</sup> в течение года можно получить 8—10 млн зерен, которых хватит, чтобы засеять 20 га. При выращивании злаков в условиях светокультуры вегетационный период сокращается в 2 раза у озимых и в 1,5 раза у яровых.

Б. С. Мошков разработал для светокультуры специальные светоустановки — этажерки, простые по конструкции, недорогие и надежные в эксплуатации. Их можно смонтировать в любом помещении, где есть вода и электричество.

Таким образом, на основе современных достижений науки и техники светокультура приобретает широкие возможности и перспективы.

### **ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙНОСТЬ**

В процессе фотосинтеза в растении образуются и накапливаются органические вещества. Количество их зависит от интенсивности фотосинтеза и дыхания растений, от соотношения между этими процессами, от положения так называемой компенсационной точки. Это такое состояние, когда в растении фотосинтез и дыхание полностью уравниваются, оно означает, что сколько вещества создано, столько и израсходовано в процессе дыхания, т. е. нет ни увеличения, ни уменьшения массы, окружающая атмосфера не обогащается ни кислородом, ни углекислым газом. При таких условиях органические вещества не накапливаются.

Накопление органического вещества растением за определенный период времени или за всю его жизнь следует рассматривать как разницу между количеством созданного на свету органического вещества и израсходованного на дыхание. Кроме того, во время вегетации в растении могут происходить превращения продуктов фотосинтеза с изменением их массы. Например, масса откладываемой в запас клетчатки на 10% меньше, чем масса глюкозы, из которой она образуется. К этому следует добавить, что отмирание корневых волосков и мелких корешков, сбрасывание части цветков — потери, происходящие в период вегетации. Поэтому общая продуктивность растения будет определяться не только образованием органических веществ в процессе фотосинтеза, но и величиной всех указанных потерь.



Доказано, что энергия, используемая для образования продуктов фотосинтеза при благоприятных условиях (высокой концентрации  $\text{CO}_2$  в окружающем воздухе, хорошем водоснабжении и т. д.), составляет всего 2—5%. Обычно при высокой интенсивности радиации количество энергии, затраченной на фотосинтез, равно 1%, или  $16 \text{ кДж/м}^2$  в 1 ч.

На основании ряда исследований, в частности работ английских ученых Броуна, Эскомба и Вильсона, можно утверждать, что при нагревании листа растение может отдавать в виде теплоизлучения  $84 \text{ кДж/м}^2$  в 1 ч на каждый градус температурного градиента между листом растения и окружающим воздухом. Остальная энергия в количестве  $1500 \text{ кДж/м}^2$  в 1 ч (99% энергии, или  $1584 \text{ кДж}$  без энергии теплоизлучения), превращаясь в тепло, способствует нагреванию и испарению воды из листьев — транспирации, требующей большого расхода энергии. На испарение 1 г воды при  $20^\circ\text{C}$  затрачивается  $2,45 \text{ кДж}$  (скрытая теплота испарения воды). Растение, поглощая  $1500 \text{ кДж/м}^2$  в 1 ч, может испарить 612 г воды, что соответствует транспирационному коэффициенту ряда растений.

Подсчеты коэффициента использования солнечной энергии показали, что максимальный прирост сухого вещества на одно растение кукурузы в период выбрасывания метелки за сутки составляет 20 г. Принимая это сухое вещество за крахмал, что почти соответствует действительности, и зная, что теплота сгорания 1 г крахмала составляет  $16,6 \text{ кДж}$ , можно рассчитать суточный прирост энергии на одно растение кукурузы, который будет составлять  $351 \text{ кДж}$ . На 1 га при площади питания  $70 \times 70 \text{ см}$  размещается 30—40 тыс. растений кукурузы. Таким образом, за сутки накопится  $10\,534 \cdot 10^3$ — $14\,045 \cdot 10^3 \text{ кДж}$  энергии. За 6 ч на поверхность 1 га посевов кукурузы в летний период поступает 209 млн  $\text{кДж}$ , из них растениями кукурузы используется лишь 5—6% энергии солнечной радиации. Расчеты показали, что на создание урожая яровая пшеница использует 3,26%, картофель — 3,02, сахарная свекла — 2,12% лучистой энергии.

Из всего солнечного излучения в жизнедеятельности растения наиболее важную роль играет видимое излучение с длиной волны около 380—710 нм, которое и называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Общее количество солнечной радиации, притекающей на 1 га посева за период вегетации, составляет в среднем  $21 \cdot 10^9 \text{ кДж/га}$ , из них  $8 \cdot 10^9 \text{ кДж/га}$  ФАР.

Количество ФАР, поглощенной посевом, растительным покровом, определяют по формуле,  $\text{Дж/см}^2$  в 1 мин:

$$P = Q - R - T_n + R_n,$$

где  $P$  — поглощенная посевом радиация;  $Q$  — суммарная радиация, падающая на посев;  $R$  — радиация, отраженная от посева и вышедшая за пределы его верхней границы;  $T_n$  — радиация, проникающая к почве;  $R_n$  — радиация, отраженная от почвы под растительностью.

Коэффициент поглощения энергии ФАР ( $Q_n$ ) посевом определяют делением обеих частей формулы на  $Q$ :

$$Q_n = \frac{P}{Q} = 1 - \frac{R}{Q} - \frac{T_n}{Q} + \frac{R_n}{Q},$$

где  $\frac{R}{Q}$  — альbedo посева, показывающее, какая доля падающей радиации отражается посевом;  $\frac{T_n}{Q}$  — коэффициент пропускания, показывающий, какая доля падающей радиации ( $Q$ ) достигает почвы под растительностью;  $\frac{R_n}{Q}$  — альbedo почвы под растительностью (К. Г. Тооминг, Б. Н. Гуляев).

Эффективность фотосинтеза можно характеризовать коэффициентом полезного действия (КПД), который определяют по формуле

$$E \% (\text{КПД}) = \frac{B}{A} \cdot 100,$$

где  $A$  — количество энергии, поступившей за период вегетации на 1 га посева, или энергии, которая была поглощена посевом, кДж;  $B$  — количество энергии, накопившейся в органической массе урожая (биологического или хозяйственного), кДж.

В среднем КПД фотосинтеза сельскохозяйственных растений составляет 0,5—1%, а теоретически возможный — 4—6%. Максимальный показатель использования энергии ФАР посевами и насаждениями обуславливается способностью поглощать не менее 60% энергии света, поступающего к ним на протяжении вегетации. Из этого количества на фотосинтез идет 10%, на дыхание расходуется около 20% энергии, усваивающейся в процессе фотосинтеза, или

$$E \% (\text{КПД}) = 60 \cdot \frac{10}{100} \cdot \frac{80}{100} = 4,8\%.$$

В 1 кг сухой массы урожая накапливается до 17 тыс. кДж энергии.

Поступающая солнечная энергия в разных зонах неодинаково взаимодействует с режимом температуры и влаги, вследствие чего значительно изменяется эффективность солнечной радиации как фактора фотосинтеза и продуктивности. Кроме того, следует отметить, что она является не только движущей силой фотосинтеза, но и основным фактором транспирации. Свет влияет и на такие физиологические процессы, как рост, органогенез, передвижение ассимилятов. Один из основных путей повышения продуктивности фотосинтеза — увеличение до определенных размеров площади ассимилирующих органов — листьев и усиление их деятельности, что обуславливает количество лучистой энергии, поглощаемой хлоропластами. Доказано, что ве-

**10. Площадь листьев и количество поглощенной ФАР в квадратно-гнездовых посевах кукурузы**

Вариант	Дни после всходов					
	27	36	46	59	68	87

*Площадь листьев, тыс. м<sup>2</sup>*

Без подкормки	6,6	11,4	17,2	19,8	19,8	19,3
Подкормлено NPK	7,4	11,8	20,3	21,9	21,3	19,6

*Поглощено ФАР, тыс. кДж/мин*

Без подкормки	11,0	84,9	109,3	130,8	141,7	137,5
Подкормлено NPK	68,1	91,1	139,6	157,2	163,9	149,2

личина урожая в значительной мере зависит от оптимальной структуры посевов. Структурой посевов называется создаваемая архитектура (построение) сообщества растений, которое характеризуется определенными морфологическими признаками и физиологическими функциями, а оптимальная структура — это такой посев, который имеет высокий КПД фотосинтеза и обеспечивает максимальный биологический и хозяйственный урожай.

Установлено, что при подкормке растений увеличиваются размеры листовой поверхности, а также изменяются физиологические особенности фотосинтетического аппарата — способность поглощать и усваивать лучистую энергию. Так, более развитая листовая поверхность подкормленных растений кукурузы в период вегетации поглощала и большее количество ФАР (табл. 10). Кроме того, листья кукурузы разных ярусов неодинаково поглощают лучистую энергию. Распределение ФАР внутри посева непропорционально площади листьев по отдельным ярусам. Например, верхний слой листьев составляет лишь 23,7% всей листовой поверхности, а поглощает 47% энергии, в то время как средний слой, составляющий 60,4% этой поверхности, усваивает только 36,6% поглощенной посевом ФАР. В результате подкормки растений NPK уменьшилось количество энергии, поглощаемой нижним ярусом листьев, с 26,4 до 8,6% и увеличился процент поглощения ФАР средним слоем — с 36,6 до 49,7%. Таким образом, условия минерального питания в значительной мере влияют на структуру посевов и поглощение ФАР листьями разных ярусов (слоев травостоя).

Повышение фотосинтетической продуктивности растений при бесперебойном снабжении их водой и питательными веществами обеспечивается наиболее целесообразным размещением растений на площади, т. е. так, чтобы они в достаточной степени освещались солнечными лучами. Поэтому в сельскохозяйственной практике используют различные способы посева. Для луч-

шего освещения растений, а также для более эффективного использования лучистой энергии рядки располагают с востока на запад или с северо-востока на юго-запад.

Таким образом, в течение вегетации необходимо контролировать и регулировать интенсивность фотосинтеза, энергетический баланс посева, КПД фотосинтеза за короткие промежутки времени, прирост общей сухой массы. В связи с этим поставлена задача создавать и внедрять в производство сорта, способные развивать большую листовую поверхность, имеющие высокую продуктивность фотосинтеза и дающие большой биологический и хозяйственный урожай.

Предположим, что интенсивность фотосинтеза будет не 10—15 мг, а 30—50 мг  $\text{CO}_2$  на 1  $\text{дм}^2$  в 1 ч, тогда при средней площади листьев 30—40 тыс.  $\text{м}^2$  на 1 га у таких растений, как сахарная свекла, картофель, урожай корне- и клубнеплодов, будет составлять 6—8 т с 1 га (в пересчете на сухую массу).

Абсолютная величина продуктивности растения равна в среднем 40—50 мг органического вещества в сутки на 50  $\text{см}^2$  листовой поверхности при условии, что дыхание составляет не более 5—10% фотосинтеза. Фотосинтез в естественных условиях — процесс очень изменчивый, и по основным его показателям — интенсивности (мг  $\text{CO}_2$  на 1  $\text{дм}^2$  в 1 ч) и чистой продуктивности ( $\text{г/м}^2$  в сутки) — наблюдается большая вариабельность. Чистую продуктивность фотосинтеза ( $\Phi_{\text{ч.пр}}$ ), которая характеризует интенсивность образования и накопления органической массы урожая, определяют по формуле,  $\text{г/м}^2$ :

$$\Phi_{\text{ч.пр}} = \frac{B_2 - B_1}{(\mathcal{L}_1 + \mathcal{L}_2)^{1/2} n},$$

где  $B_1$  и  $B_2$  — масса сухого вещества пробы урожая в начале и конце учетного периода;  $B_2 - B_1$  — прирост сухой массы за учетный период ( $n$  дней);  $\mathcal{L}_1$  и  $\mathcal{L}_2$  — площадь листьев пробы в начале и конце периода;  $(\mathcal{L}_1 + \mathcal{L}_2)^{1/2} n$  — средняя площадь листьев за указанный отрезок времени;  $n$  — число дней в учетном периоде.

Если, кроме общей чистой продуктивности фотосинтеза, надо определить интенсивность работы листьев и ее направленность на формирование хозяйственно ценных органов, например корнеплодов, клубней или зерна, в уравнение вместо  $B_2 - B_1$  подставляют величину  $X_2 - X_1$ , т. е. прирост сухой массы хозяйственно ценной части урожая.

Фотосинтез посевов ( $\Phi_{\text{п}}$ ) можно оценить, используя значение суточных приростов сухой фитомассы по формуле, предложенной Б. И. Гуляевым и А. С. Оканенко:

$$\Phi_{\text{п}} = \frac{Mk\sigma}{\tau},$$

где  $M$  — масса сухого вещества (суточный прирост);  $\sigma$  — коэффициент пересчета накопленной сухой фитомассы в количество ассимилированного  $\text{CO}_2$ ;  $k$  — поправка на дыхание;  $\tau$  — продолжительность дня.

Принимая  $\sigma = 1,47$ ,  $\tau = 15$  ч,  $k = 1,2$  и используя данные прироста надземной фитомассы, можно рассчитать фотосинтез посева ( $\Phi_n$ ) в середине вегетации.

Например, для посева кукурузы получены такие значения (мг  $\text{CO}_2$  на 1 дм<sup>2</sup> в 1 ч): в Киеве — 54, в Волгограде — 84, в Москве — 18.

Потенциальную фотосинтетическую мощность посева может характеризовать фотосинтетический потенциал растений — сумма ежедневных показателей площади листьев посева за весь вегетационный период или часть его, выраженная в м<sup>2</sup> дней/га.

Различают урожай биологический и хозяйственный.

Биологический урожай — это сумма суточных приростов за весь вегетационный период. Его можно выразить формулой

$$Y_{\text{биол}} = \sum C_{1, 2, 3, \dots, n},$$

где  $C$  — суточные приросты массы, кг/га в сутки.

$$C = \frac{\Phi K_{\text{эф}} L}{1000},$$

где  $\Phi$  — количество ассимилированного  $\text{CO}_2$ ;  $K_{\text{эф}}$  — коэффициент фотосинтеза

$$\left( \frac{\text{суточный прирост урожая}}{\text{суточное усвоение } \text{CO}_2} \right);$$

$L$  — листовая поверхность; 1000 — граммы.

Хозяйственный урожай составляет определенную долю биологического. Не все части растения равноценны и одинаково используются. Например, у хлебных злаков наиболее ценным является зерно, у сахарной свеклы — корень и т. д. Таким образом, у различных культур коэффициент хозяйственного использования ( $K_{\text{хоз}}$ ) разный. Поэтому хозяйственный урожай равен:

$$Y_{\text{хоз}} = Y_{\text{биол}} K_{\text{хоз}}.$$

Таким образом, дальнейшее повышение урожайности сельскохозяйственных культур должно осуществляться путем увеличения продуктивной части растения. Знание закономерностей, определяющих те или иные изменения интенсивности и продуктивности фотосинтеза, умение управлять этими изменениями — одна из важных основ получения больших биологических и хозяйственных урожаев высокого качества.

Продуктивность фотосинтеза сельскохозяйственных культур целесообразно оценивать величиной выхода полезной энергии с одного гектара.

Полезная энергия — это материализованная солнечная энергия в урожае за вычетом технологической энергии, затраченной на его производство (обработка почвы, удобрение, сорт, приемы агротехники).

При интенсивной технологии возделывания сельскохозяйственных культур, предусматривающей высокий КПД фотосинтеза и высокую урожайность, минимальные затраты технологической энергии, количественное соотношение содержащейся в урожае и технологической энергии может служить важным показателем энергетической эффективности культуры, т. е. энергетических затрат на производство единицы сельскохозяйственной продукции.

\* \* \*

Фотосинтез растений изучается очень активно. В нашей стране ведутся широкие исследования по физико-химическим и прикладным проблемам этого процесса.

Познание природы фотосинтеза растений — одна из наиболее важных, фундаментальных проблем биологии, тесно связанных с удовлетворением нужд человечества в пище и энергии.

Значительные результаты достигнуты в изучении молекулярных механизмов преобразования энергии света при фотосинтезе. Установлено, что этот процесс начинается с поглощения энергии света (фотонов) пигментами антенны и миграции энергии возбуждения к реакционным центрам, где за пикосекунды происходит преобразование ее в химическую энергию; изучаются ультрамолекулярная структура реакционного центра и функции его компонентов; решается задача построения искусственных реакционных центров; большое внимание уделяется изучению механизма переноса электронов в фотосинтезирующих системах.

Ведутся исследования по направленному синтезу продуктов фотосинтетического метаболизма (углеводов, белков, жиров). Большое внимание уделяется применению принципов фотосинтеза для построения искусственных систем, моделей, использующих энергию света. Важное значение придается созданию биотехнических систем, потребляющих солнечную энергию для образования водорода и восстановления молекулярного азота, а также созданию фотобиотехнических систем, использующих солнечную энергию с предельно достижимым КПД (до 30%). Исследуются молекулярные фотокаталитические системы как преобразователи солнечной энергии при высоких концентрациях  $\text{CO}_2$  и высоких интенсивностях света.

Описана комбинированная система «фотосинтез — метаногенез» из двух сопряженных ферментеров: фотосинтезирующего, в котором происходит образование кислорода и накопление

биомассы —  $2\text{H}_2\text{O} + 2\text{CO}_2 \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O}) + 2\text{O}_2$ , и анаэробного метан-генерирующего —  $2(\text{CH}_2\text{O}) \rightarrow \text{CO}_2 + \text{CH}_4$ .

По комплексной программе ведутся исследования бактериального фотосинтеза в направлении молекулярной организации фотосинтетических систем, поглощения, переноса и конверсии энергии света.

Выполнение всех этих и ряда других фундаментальных исследований внесет значительный вклад в теорию и практику фотосинтеза.

### Вопросы для самоконтроля

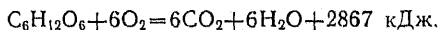
1. В чем состоит физико-химическая сущность фотосинтеза, каково его значение в общей энергетике растительного организма?
2. Каковы структура и функция фотосинтетической единицы (ФЕ)?
3. Какова роль каротиноидов в процессе фотосинтеза?
4. Что такое квантовый выход фотосинтеза?
5. Как образуется АТФ в процессе фотосинтеза?
6. Недостаток каких минеральных веществ в почве отрицательно сказывается на продуктивности фотосинтеза?
7. В каких реакциях участвуют ферменты рибулозодифосфаткарбоксилаза (оксигеназа) и фосфоенолпируваткарбоксилаза?
8. Как можно объяснить отсутствие фотодыхания у  $\text{C}_4$ -растений?
9. Каковы возможные пути повышения фотосинтетической активности сельскохозяйственных культур?
10. Лимитирует ли интенсивность фотосинтеза урожайность?
11. Что такое парниковый эффект?
12. Каков механизм преобразования энергии света в химическую энергию?

## ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыхание — обязательное условие жизни. Оно обеспечивает обмен веществ и энергии, лежащий в основе жизнедеятельности любого организма. Это процесс окисления продуктов фотосинтеза, при котором потребляется кислород и выделяется углекислый газ. Происходит диссимиляция — расщепление органических веществ с использованием заключенной в них энергии. При дыхании органические вещества превращаются в промежуточные продукты неполного окисления и конечные неорганические продукты ( $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ), содержащие мало энергии.

Дыхание является источником энергии, используемой растением для ростовых процессов, различных синтетических реакций, поглощения элементов минерального питания, передвижения ассимилятов. Экзергонические реакции дыхания непосредственно связаны с эндергоническими процессами клеточного обмена и служат для них источником энергии, обеспечивают образование клеточных структур, требующих ее затрат. Процесс дыхания — это источник лабильных соединений, которые образуются как его промежуточные продукты и служат исходным материалом для ряда синтетических реакций. Главными субстратами дыхания являются углеводы. При окислении глюкозы молекулярным кислородом с образованием шести молекул  $\text{CO}_2$  и шести молекул  $\text{H}_2\text{O}$  степень упорядоченности атомов, входящих ранее в ее состав, резко уменьшается и энтропия соответственно возрастает.

Суммарное уравнение химических превращений при дыхании:



Из уравнения видно, что при полном окислении 1 моля глюкозы (180 г) поглощается 6 молей кислорода, выделяется эквивалентное количество углекислого газа и воды и освобождается 2867 кДж энергии. Однако это уравнение не дает представления о всей сложности химизма процесса дыхания и его промежуточных этапов.

Согласно законам термодинамики, общее количество теплоты при любом экзергоническом процессе не изменяется, несмотря на промежуточные ступени, через которые проходит этот



процесс. Поэтому суммарный энергетический эффект физиологического окисления углеводов и других органических соединений равен тепловому эффекту при сжигании этих веществ в калориметрической бомбе.

При биологическом окислении энергетический эффект также не зависит от промежуточных реакций, при которых могут образовываться различные органические кислоты и другие соединения. Если исходным материалом для дыхания служат жиры, а не углеводы, то энергетический эффект будет значительно большим. Так, принято считать, что при сжигании 1 г углеводов и 1 г белка выделяется в среднем по 17 кДж, 1 г жира — 39 кДж. Более высокая калорийность жиров по сравнению с углеводами обуславливается тем, что их молекула содержит относительно большее количество водорода и меньшее кислорода, чем молекула глюкозы.

Из приведенного суммарного уравнения дыхания растений видно, что этот процесс сопровождается уменьшением массы растительных организмов вследствие расхода гексоз, изменением состава окружающей атмосферы в результате поглощения кислорода, выделения углекислого газа, воды и энергии.

Как показали исследования, в прорастающих семенах наблюдается интенсивное дыхание, в результате которого происходит значительная потеря их массы, то же отмечается и при хранении картофеля. Потери увеличиваются с повышением температуры, так как дыхание при этом сопровождается потреблением запасных питательных веществ и выделением энергии. Следовательно, прорастающие семена в процессе дыхания выделяют значительное количество энергии.

При фотосинтезе газообмен идет в противоположном по сравнению с дыханием направлении, т. е. поглощается  $\text{CO}_2$  и выделяется  $\text{O}_2$ . Ю. Либих в 1842 г. отрицал существование процесса дыхания у растений. В настоящее время известно, что достаточно поместить растение в темноту, т. е. исключить процесс фотосинтеза, как сразу же наблюдается «чистое» дыхание. Однако, чтобы доказать существование процесса дыхания у растений, были необходимы глубокие исследования.

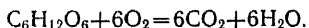
Усилия многих физиологов-ботаников были направлены на выяснение сути окислительных процессов и химизма процесса дыхания. Большое значение имели исследования русских ученых И. П. Бородина, А. Н. Баха, С. П. Костычева, В. И. Палладина, способствовавшие формированию представлений о химической природе дыхания не только растений, но и вообще всех организмов.

Внимание, которое уделяют изучению дыхания, обуславливается тем, что жизнь всякого организма неразрывно связана с непрерывным использованием свободной энергии, освобождаю-

щейся в результате этого процесса. Познание химической и энергетической сущности дыхания дает возможность более глубоко исследовать обмен веществ.

## ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ

Суммарное уравнение дыхания показывает, что объемы обменивающихся при этом газов равны:



Согласно уравнению, если растение поместить в закрытый сосуд, объем воздуха останется неизменным, изменится лишь его состав — кислород заменится углекислым газом. Однако не всегда объем поглощенного при дыхании  $O_2$  равен объему выделенного  $CO_2$ . Для характеристики соотношения между объемом выделенного углекислого газа и поглощенного кислорода пользуются показателем, который называется дыхательным коэффициентом:

$$DK = \frac{vCO_2}{vO_2}.$$

Отношение объема выделенного углекислого газа к объему одновременно поглощенного кислорода ( $DK$ ) изменяется в зависимости от источника окислительных процессов. Изменения дыхательного коэффициента удобно наблюдать на плесневых грибах, которые почти не содержат собственных запасов питательного материала и отличаются чрезвычайно высокой интенсивностью дыхания. Опыты показали, что при питании плесневых грибов углеводами дыхательный коэффициент равен единице, если же питательным субстратом для них служат жиры, он меньше единицы. Например, при использовании жирной стеариновой кислоты ( $C_{18}H_{36}O_2$ ) суммарное уравнение дыхания будет иметь такой вид:  $C_{18}H_{36}O_2 + 26O_2 = 18CO_2 + 18H_2O$ , а

$$\frac{vCO_2}{vO_2} = \frac{18}{26} = 0,69,$$

т. е. дыхательный коэффициент меньше единицы.

Для полного окисления двух молекул трипальмитина  $C_3H_5O_2(OC \cdot C_{15}H_{31})_2$  необходимо 145 молекул  $O_2$  на каждые 102 молекулы выделенного  $CO_2$ :  $2C_{51}H_{98}O_6 + 145O_2 = 102CO_2 + 98H_2O$ :

$$DK = \frac{v 102 CO_2}{v 145 O_2} = 0,7.$$

При дыхании за счет белков  $DK$  также равен 0,7—0,8. Если дыхательным субстратом служат органические кислоты, то сум-

марное уравнение будет иметь вид:  $2\text{HOOC}\cdot\text{COOH} + \text{O}_2 = 4\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ ;

$$\frac{v \text{ } 4 \text{ CO}_2}{v \text{ } 1 \text{ O}_2} = 4,$$

т. е. больше единицы.

При выращивании плесневых грибов на смеси питательных веществ, содержащих сахара, органические кислоты и другие соединения, дыхательный коэффициент сначала равен единице, пока весь сахар не будет израсходован, потом он изменяется в зависимости от субстрата. Очень часто, кроме конечных продуктов окисления —  $\text{CO}_2$  и воды, образуются менее окисленные соединения и органические кислоты (щавелевая, винная и др.), которые содержат больше кислорода, чем углеводы. В этом случае часть поглощенного кислорода остается в растении и отношение  $v \text{ CO}_2 : v \text{ O}_2$  будет меньше единицы.

У массивных органов или погруженных в воду семян процесс аэробного дыхания может сопровождаться анаэробным дыханием, при котором также выделяется  $\text{CO}_2$ , но без поглощения кислорода из воздуха. При этом дыхательный коэффициент будет больше единицы. У прорастающих семян с малопроницаемой оболочкой из-за плохого доступа кислорода воздуха анаэробное дыхание может продолжаться до момента разрушения оболочки корешком зародыша.

На преимущественное значение сахаров при дыхании указывает и тот факт, что, если масличные семена во время их прорастания искусственно питать сахаром, дыхательный коэффициент можно повысить до единицы. На жирах плесневые грибы развиваются значительно медленнее, чем на сахарах. Таким образом, дыхательный коэффициент показывает, за счет каких продуктов осуществляется дыхание.

При дыхании выделяется значительное количество тепла, однако повышение температуры в таких тонких пластинчатых органах растения, как листья, незначительное и в условиях атмосферы не всегда улавливается. Его можно определить с помощью термопары по разнице между температурой растения и окружающей атмосферы.

Как показали опыты с листьями, закрытыми в специальном сосуде, ограничивающем теплоотдачу (сосуд Дьюара), в результате освобождения тепла при дыхании температура воздуха в нем может значительно возрастать. Прорастающие семена, помещенные в сосуд Дьюара, повышают температуру до 40—50 °C.

Быстрорастущие части растений, клетки которых почти полностью заполнены протопластом, дышат интенсивнее, чем животные. Интенсивность дыхания семян, прорастающих при 37 °C,

равна интенсивности дыхания человека, выделяющего в течение суток углекислый газ в количестве, равном 1,2% массы его тела. Очень энергично дышат цветки, особенно распускающиеся (интенсивность их дыхания равна интенсивности дыхания прорастающих семян). Поэтому не рекомендуется оставлять на ночь срезанные цветы в спальнях комнатах, поскольку они поглощают большое количество кислорода и выделяют углекислый газ. В цветках особенно интенсивно дышат пестики, тычинки с пыльниками. С возрастом растения интенсивность дыхания его органов резко снижается. Например, листья 22-дневного подсолнечника выделяют 3 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой массы, 36-дневного — 0,81 мг и 136-дневного — 0,08 мг. Молодые растущие органы растения дышат наиболее интенсивно.

Методы определения интенсивности дыхания основываются на количественном учете поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа. Подробное описание приборов, методики и техники определения интенсивности дыхания у растений приводится в практических руководствах по физиологии растений и специальных работах.

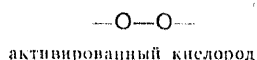
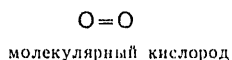
Интенсивность дыхания у разных растений и даже в разных частях одного и того же растения может довольно сильно различаться. Наиболее интенсивно дышат молодые, быстрорастущие части растений с большим количеством эмбриональных тканей — верхушка стебля, кончики корешков, распускающиеся почки, прорастающие семена. Интенсивное дыхание молодых частей растения приводит к потере около 1% их массы в сутки, потеря массы старых частей растения обычно в 10—20 раз меньше. Очень энергичное дыхание наблюдается у быстрорастущих плесневых грибов.

## **ХИМИЗМ ДЫХАНИЯ**

Суммарное уравнение дыхания не дает даже отдаленного представления о сложной цепи и промежуточных реакциях, из которых состоит этот процесс. Окисление органических веществ в процессе дыхания осуществляется ступенчато, постепенно. Живые клетки приспособлены к использованию небольших количеств энергии. Энергия дыхания, которая не расходуется полностью растительным организмом в химических реакциях, превращается в тепловую и рассеивается.

Современные представления о химизме дыхания являются по существу развитием идей, выдвинутых выдающимися русскими учеными-биохимиками А. Н. Бахом, В. И. Палладиным и С. П. Костычевым. Известно, что сахара вне организма недоступны непосредственному действию кислорода, в организме же они быстро распадаются в процессе дыхания.

Проблема биологического окисления органического вещества была разработана в классических работах А. Н. Баха, который создал перекисную теорию активации молекулярного кислорода. По этой теории, ненасыщенные органические соединения, вступая во взаимодействие с кислородом воздуха, способствуют разрыву одной связи в его молекуле:



Активированный кислород, соединяясь с окисляемым веществом, образует перекись, за счет которой может окисляться другое вещество. По данным В. И. Палладина, при окислении наряду с активированием кислорода происходит и активирование водорода субстрата. Работами этих ученых было доказано, что биологическое окисление основывается в одинаковой мере на процессах активирования как кислорода, так и водорода. Начальный этап биологического окисления органического вещества при дыхании заключается в ферментативном отщеплении и переносе водорода на акцептор.

Исследованиями химической природы окислительно-восстановительных процессов в живых организмах установлено, что реакции окисления могут осуществляться следующими путями: 1) отщеплением водорода от окисляемого субстрата; 2) присоединением к окисляемому субстрату кислорода; 3) отдачей электронов, т. е. увеличением положительного заряда молекулы\*.

Основным «органом» дыхания клетки считают митохондрии. В мембранах митохондрий находится большое количество ферментов, катализирующих процессы окисления и фосфорилирования. Следует указать, что мембранная организация — характерная особенность дыхательного и фотосинтетического механизмов трансформации энергии в клетке.

Мембраны, содержащие ферменты переноса электронов и сопряженного с ним фосфорилирования, называют сопрягающими. В них энергия света (фотосинтез) и энергия окисления субстрата (дыхание), освобождающаяся в процессе переноса электронов окислительно-восстановительной системой ферментов и коферментов в редокс-цепях, обеспечивает другой процесс — фосфорилирование АДФ неорганическим фосфатом с образованием АТФ.

---

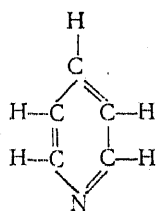
\* При окислении любого вещества один или несколько атомов, входящих в молекулу, теряют часть электронов, а при восстановлении приобретают их. Изменение электронного облака атома в результате химических реакций выражают величиной электровалентности, например:  $2\text{Zn} - 4e^- = 2\text{Zn}^{2+}$ ;  $\text{O}_2 + 4e^- = 2\text{O}^{2-}$ .

## ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ

Окисление органических веществ в живых тканях растений и животных происходит с участием ферментов: дегидрогеназ — активаторов и переносчиков водорода (электрона) дыхательного материала и оксидаз — активаторов молекулярного кислорода. Ферментные комплексы, участвующие в переносе электронов и сопряженном с ним фосфорилировании, локализованы по внутренней мембране митохондрий. Некоторые ферменты обмена жирных кислот и фермент, окисляющий моноамины, обнаружены в наружной мембране митохондрий.

Дегидрогеназы действуют на протяжении всего процесса дыхания и по характеру действия делятся на аэробные и анаэробные. Первые переносят водород непосредственно на молекулярный кислород, а вторые — на какой-либо акцептор водорода по схеме:  $\text{AH}_2 + \text{дегидрогеназа} + \text{B (акцептор)} \rightarrow \text{A} + \text{BH}_2$  (акцептором водорода может быть и другая дегидрогеназа). Дегидрогеназы относятся к двухкомпонентным ферментам — протеидам с пиридиновыми или флавиновыми (аллоксазиновыми) коферментами.

Пиридиновые дегидрогеназы входят в группу анаэробных дегидрогеназ — акцепторов водорода субстрата. Специфичность их действия заключается в способности гидрирования и дегидрирования пиридиновых ядер:



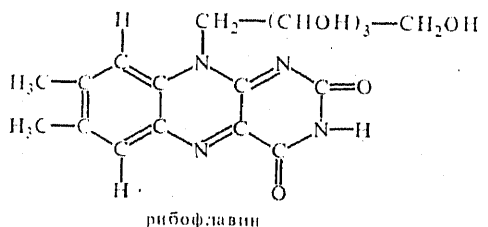
пиридин

Коферментами пиридиновых дегидрогеназ являются никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), обнаруженный в листьях различных растений в количестве от 10 до 40 мг на 1 г сухого вещества.

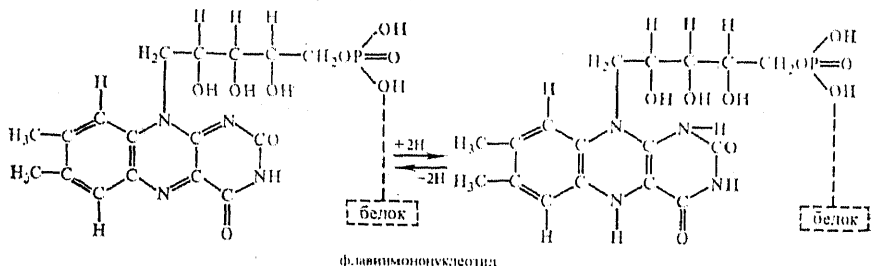
Флавиновые (аллоксазиновые) дегидрогеназы относятся к аэробным дегидрогеназам, которые передают водород, отщепленный от окисляемого субстрата или от восстановленной формы анаэробной дегидрогеназы, кислороду воздуха, а также оксидазам — полифенолоксидазной или цитохромной системе.

К флавопротеидным дегидрогеназам относятся ферменты, в состав которых входит фосфорный эфир рибофлавина (вита-

мина В<sub>2</sub>); наличие рибофлавина в коферменте придает флаво-протеидам желтую окраску:

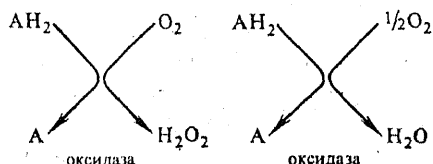


Соединение рибофлавина с фосфорной кислотой называется флавиномононуклеотидом (ФМН) и является активной группой аэробных дегидрогеназ. Активная группа флавиномононуклеотидов легко поддается обратному окислению и восстановлению:



Растительные дегидрогеназы широко распространены. Они обнаружены в колеоптилях, зародышах, проростках, корнях, листьях, тканях многих растений и в мицелиях грибов. Известны дегидрогеназы глутаминовой кислоты — глутаматдегидрогеназа, яблочной кислоты — малатдегидрогеназа, фумаровой кислоты — фумараза, янтарной кислоты — сукцинатдегидрогеназа, этилового спирта — алкогольдегидрогеназа, глицеринфосфата — глицеринфосфатдегидрогеназа и много других.

Ферменты оксидазы, которые активируют молекулярный кислород и придают ему способность восстанавливаться до перекиси водорода, действуют на конечном этапе дыхания, когда водород окисляемого вещества необходимо выделять из системы:



Эта группа ферментов многочисленна, но основная роль в ней принадлежит оксидазам, содержащим медь (полифенолокси-

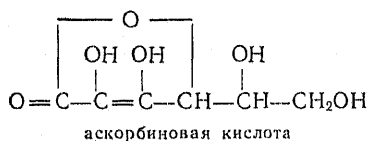
даза) и железо (цитохромоксидаза с цитохромами, цитохромная система).

Полифенолоксидазы или фенолоксидазы в присутствии молекулярного кислорода окисляют полифенолы в соответствующие хиноны. Фермент полифенолоксидаза встречается в тканях различных растений. Высокая активность ее характерна для тканей листьев чая, картофеля, корней сахарной свеклы, клубней картофеля, семян люпина, гороха, тыквы и многих других растений.

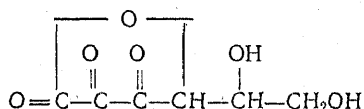
Согласованность процесса окисления полифенолов с помощью полифенолоксидазы и восстановления хинонов можно наблюдать только в живой неповрежденной ткани растений. При повреждении ткани координация между окислительной и восстановительной фазами дыхания обычно нарушается, вследствие чего происходит накопление различных темноокрашенных пигментов; например, при разрезании яблок, клубней картофеля, корней сахарной свеклы сначала наблюдается незначительное пожелтение поверхности среза, а затем она становится коричневой, чернеет. В результате прерванного процесса окисления и восстановления фенолхинона образуются промежуточные продукты — пигменты.

Полифенолы, содержащиеся в растениях и участвующие в процессах дыхания, В. И. Палладин назвал дыхательными хромогенами, а соответствующие хиноны, появляющиеся при окислении фенолов, — дыхательными пигментами.

К медьсодержащим ферментам относится и аскорбатоксидаза, окисляющая аскорбиновую кислоту, которая содержится в листьях всех хлорофиллоносных растений, а также в бурых и красных водорослях:



При окислении аскорбиновой кислоты (витамина С) образуются перекись водорода, активный кислород которой используется на окисление других соединений. Окисленный витамин С (дегидроаскорбиновая кислота) имеет такую структурную формулу:



Эта кислота способна присоединять к себе водород и в восстановленном состоянии снова акцептировать кислород. Таким образом, аскорбиновая кислота в живой клетке служит перенос-



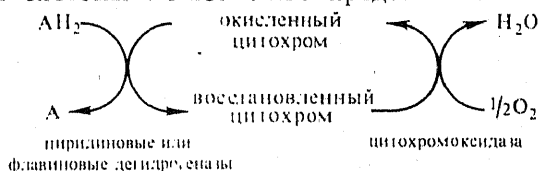
чиком водорода от окисляемого вещества к кислороду и благодаря этому тесно связана со всей системой ферментов, участвующих в дыхательном газообмене живой ткани растений. У некоторых растений, например у капусты, этот путь активации кислорода через аскорбиновую кислоту является основным.

Цитохромы делятся на четыре группы: цитохромы *a* содержат железоформилпорфирин, цитохромы *b* — железопротопорфирин, цитохромы *c* — замещенный железомезопорфирин, цитохромы *d* — железодигидропорфирин.

Каталитическая роль железа заключается в его способности к окислению и восстановлению путем отдачи и присоединения электрона. Железо в цитохроме легко переходит из двухвалентного в трехвалентное, что соответствует окислению, и, наоборот, из трехвалентного в двухвалентное, что соответствует восстановлению. Обратимое окисление и восстановление цитохромов связано с изменением валентности железа фермента в коферменте. Таким образом, цитохромы являются переносчиками электронов, а цитохромоксидаза играет роль последнего звена, которое способствует их переносу на кислород воздуха.

Экспериментально доказано, что при ингибировании цитохромоксидазы путем добавления некоторых ядов, например цианида, блокирующего железо цитохромоксидазы, дыхание тканей угнетается на 90%. Это свидетельствует о том, что при нарушении цитохромной системы возможно окисление лишь небольшой части субстрата. Цитохром как вещество окрашенное имеет хорошо выраженный спектр поглощения. В окисленном цитохроме спектр поглощения резко отличается от спектра восстановленного цитохрома. Наблюдая под микроскопом суспензии из одноклеточных организмов, например дрожжей, можно в зависимости от доступа кислорода заметить изменения в составе полос поглощения цитохрома и, таким образом, непосредственно следить за ходом окислительно-восстановительных процессов в живых клетках.

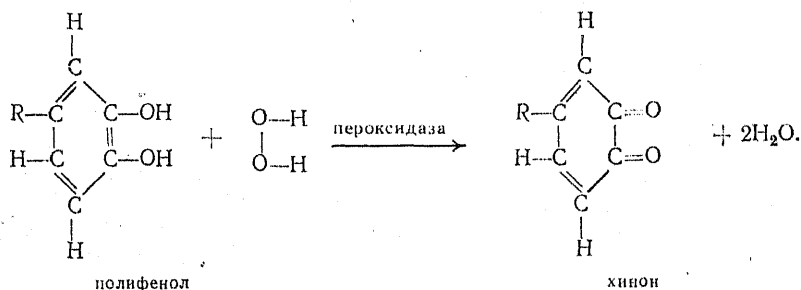
Процесс окисления при дыхании клеток и тканей с участием цитохромной системы может быть представлен в виде схемы:



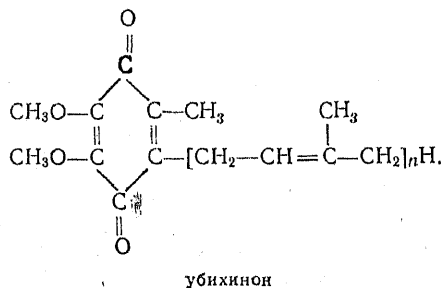
Следовательно, цитохромная система играет большую роль в окислительных процессах, происходящих в растительных организмах.

Важными компонентами ферментных систем, участвующих в окислительно-восстановительных превращениях веществ и в

образовании конечных продуктов, являются ферменты каталаза и пероксидаза. Каталаза ускоряет реакцию разложения перекиси водорода на воду и кислород по уравнению  $2\text{H}_2\text{O}_2 \xrightarrow{\text{пероксидаза}} 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ . Пероксидаза с помощью пероксида водорода  $\text{H}_2\text{O}_2$  может окислять различные соединения, например полифенолы, с образованием соответствующего хинона и воды:



Наконец, следует указать на жирорастворимые хиноны, которые получили название убихинонов (коферменты Q). Они участвуют в переносе водорода в системе цитохром  $b \rightarrow$  флаво-



протеин (сукцинатдегидрогеназа)  $\rightarrow$  НАДФ  $\rightarrow$  цитохром  $c \rightarrow$  редуктаза.

Обязательное условие нормального процесса дыхания — согласованность звеньев окисления и восстановления аэробной и анаэробной фаз.

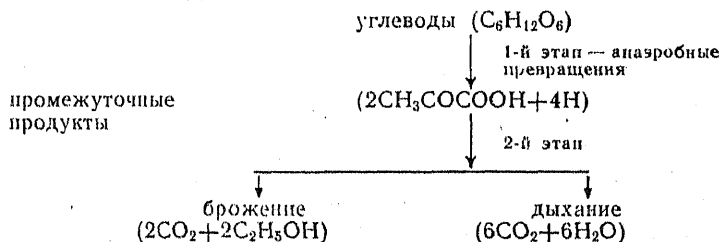
Ферменты, связанные с дыханием, часто встречаются в тканях одного организма одновременно в разных соединениях (цитохромы, фенолазы — дыхательные пигменты, аскорбатоксидаза) и действуют согласованно. Этим обеспечивается скорость процесса дыхания, всех превращений, наблюдающихся в растительном организме. Сочетания разных ферментов в растительных организмах непостоянны. Они изменяются на разных этапах развития растения в соответствии с условиями, на фоне которых оно проходит.

Характер окислительной системы часто связан с видовой и даже сортовой спецификой растительного организма. В процессе развития растений одни окислительные системы сменяются другими, что следует рассматривать как приспособление дыхания к условиям жизни растительного организма.

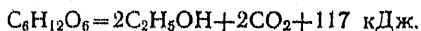
Установлено, что содержание различных веществ, например таких, как витамин С, каротин, находится в прямой зависимости от изменения окислительно-восстановительного равновесия в клетке.

## АНАЭРОБНОЕ И АЭРОБНОЕ ДЫХАНИЕ

Процесс дыхания состоит из двух основных этапов. Первый, начальный, — анаэробное дыхание, в результате которого дыхательный субстрат (углеводы) распадается до простейших продуктов типа пировиноградной кислоты. Дальше превращение пировиноградной кислоты может проходить двумя путями: кислородным до конечных продуктов  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  или анаэробным по типу брожения. Таким образом, устанавливается определенная связь между дыханием и брожением. Учение о генетической связи между этими процессами было разработано С. П. Костычевым. Общую схему связи брожения и дыхания можно представить в таком виде:



Л. Пастер первым доказал, что высшие растения не прекращают выделения углекислого газа и после того, как попадают в среду, лишенную кислорода. Но дыхание растений в этих условиях сопровождается накоплением в их тканях спирта. Дыхание за счет связанного кислорода называют также интрамолекулярным. Его можно представить уравнением



При дыхании такого типа жизнь зеленого растения продолжается недолго — оно погибает. Очевидно, происходит отравление продуктами обмена, которые образуются в этом случае.

Низкий энергетический эффект брожения также имеет существенное значение. Спирт содержит большой запас энергии, которая не используется при интрамолекулярном дыхании. Установлено, что для получения того же количества энергии в анаэробных условиях ткани высшего растения должны вследствие

низкого энергетического уровня этого процесса израсходовать в 30—50 раз больше пластических веществ, чем при аэробном дыхании. В результате анаэробного дыхания ткани истощаются — они лишаются различных промежуточных веществ, которые обычно образуются при кислородном дыхании.

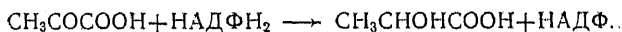
Существует взгляд на интрамолекулярное дыхание (брожение) у высших растений как на рудиментарную функцию. Наряду с аэробным дыханием в тканях растений в той или иной мере всегда происходят и процессы брожения. В тканях растений, нормально снабжающихся кислородом, они обнаружены во многих случаях. Так, продукты спиртового брожения (уксусный альдегид, этиловый спирт) накапливаются в интенсивно растущих органах растений, в сочных тканях различных плодов — лимонов, яблок, мандаринов.

Брожение и дыхание тесно связаны между собой. Об этом свидетельствует прежде всего тот факт, что в растениях найдены те же промежуточные продукты, которые образуются в дрожжах при спиртовом брожении. Так, во многих растениях обнаружены глюкозо-6-фосфат, фруктозо-6-фосфат, фруктозо-1,6-дифосфат. Эти фосфорные эфиры сахаров оказались в листьях гороха, сахарной свеклы, овса, ячменя, в прорастающих семенах гороха. В листьях ячменя обнаружены фосfogлицериновая и пировиноградная кислоты, в луке — пировиноградная кислота, в некоторых плодах — уксусный альдегид. Все эти соединения являются промежуточными продуктами спиртового брожения. О единстве и теснейшей связи процессов брожения и дыхания свидетельствует также то, что в растениях выявлены ферменты, катализирующие спиртовое брожение.

При аэробном дыхании последним акцептором водорода является кислород, и поэтому конечным продуктом окисления оказывается вода. При анаэробном дыхании к последним акцепторам водорода относятся другие вещества, образующиеся в процессе брожения субстрата. В. И. Палладин еще в 1912 г. указывал, что при аэробном дыхании весь водород глюкозы окисляется до воды исключительно кислородом воздуха. Образование спирта при брожении возможно потому, что последним акцептором водорода в этом случае является альдегид.

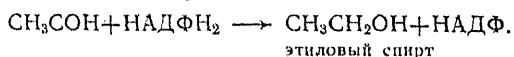
Экспериментально доказано, что дегидрогеназы и их коферменты НАД и НАДФ, катализирующие отщепление водорода от окисляемых органических веществ, играют важную роль в процессах тканевого дыхания и при разных видах анаэробных брожений (спиртовом, молочнокислом, маслянокислом и др.).

Восстановленная форма никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФН<sub>2</sub>) может отдавать водород таким его акцепторам, как пировиноградная кислота:



молочная кислота

В других случаях восстановленный НАДФ может отдавать свой водород ацетальдегиду:

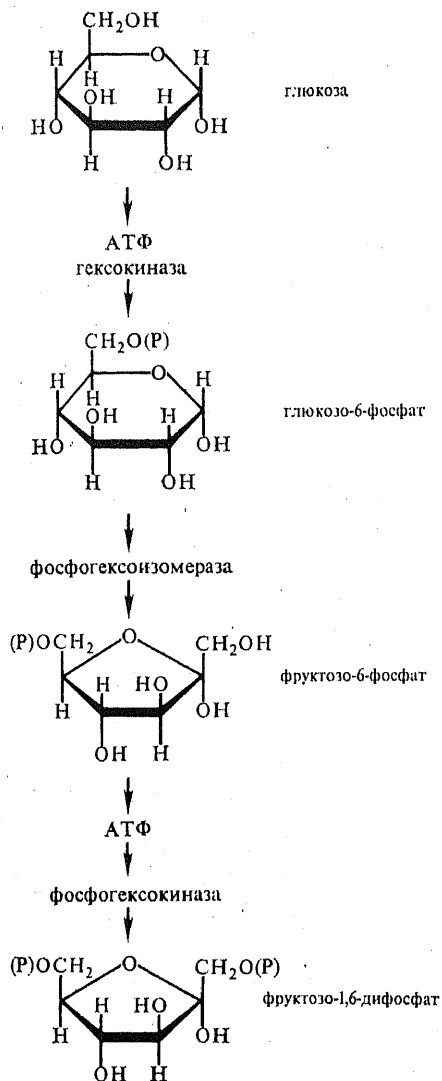


Таким образом, в зависимости от того, к какому акцептору будет присоединен с помощью дегидрогеназ водород, образуются и соответствующие продукты, определяющие тип брожения (молочнокислое, спиртовое и др.). Для взаимодействия между акцептором водорода и соответствующей кодегидразой необходимо присутствие в клетке соответствующего фермента. Следовательно, анаэробное окисление не является патологическим процессом для высших растений. Наряду с аэробным дыханием брожение, очевидно, — один из постоянных процессов окислительного газообмена в их тканях. В разных тканях при различных условиях участие брожения в дыхательном газообмене может значительно изменяться. Но при этом анаэробные процессы в зависимости от внутренних и внешних условий происходят, очевидно, всегда.

#### ХИМИЗМ АНАЭРОБНОЙ ФАЗЫ ДЫХАНИЯ (ГЛИКОЛИЗ)

Начальный этап анаэробного распада углеводов заключается в образовании ряда фосфорных эфиров сахаров (гексоз). Важную роль фосфорной кислоты в процессе анаэробного дыхания впервые установили русские биохимики Л. А. Иванов и А. Н. Лебедев, которые экспериментально доказали образование в этом процессе соединений сахара с фосфорной кислотой. С помощью различных ингибиторов было выяснено, что анаэробному распаду при брожении подвергается не свободная молекула гексозы, а ее фосфорный эфир, который образовался из гексозы и фосфорной кислоты и является активным и лабильным соединением в отличие от химически инертной молекулы гексозы. Активация молекулы гексозы, повышение ее реакционной способности происходят постепенно и проходят ряд этапов.

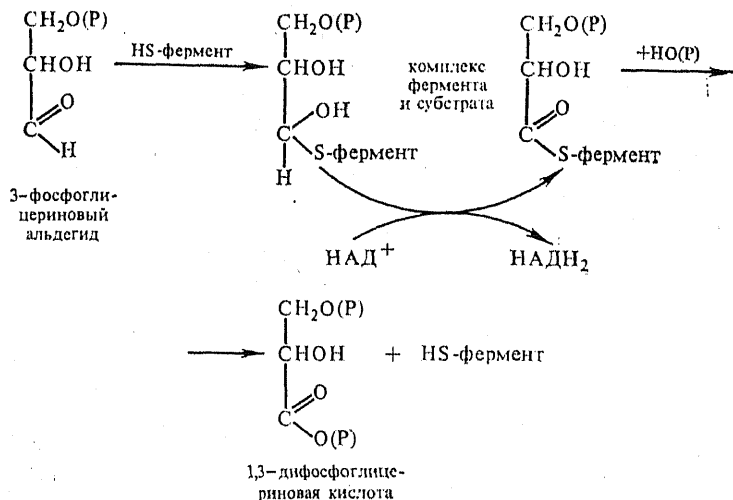
На первом этапе брожения и дыхания молекула глюкозы под действием фермента гексокиназы принимает остаток фосфорной кислоты от АТФ, которая превращается в АДФ, и в результате образуется глюкопиранозо-6-фосфат, превращающийся под действием фермента фосфогексоизомеразы (оксоизомеразы) в фруктофуранозо-6-фосфат. На дальнейшем этапе гликолиза фруктофуранозо-6-фосфата к нему присоединяются еще один остаток фосфорной кислоты. Источником энергии для образования данного эфира является также молекула АТФ. Эту реакцию катализирует фосфогексокиназа, активируемая ионами магния. В результате образуются фруктофуранозо-1,6-дифосфат и новая молекула аденозиндифосфата:



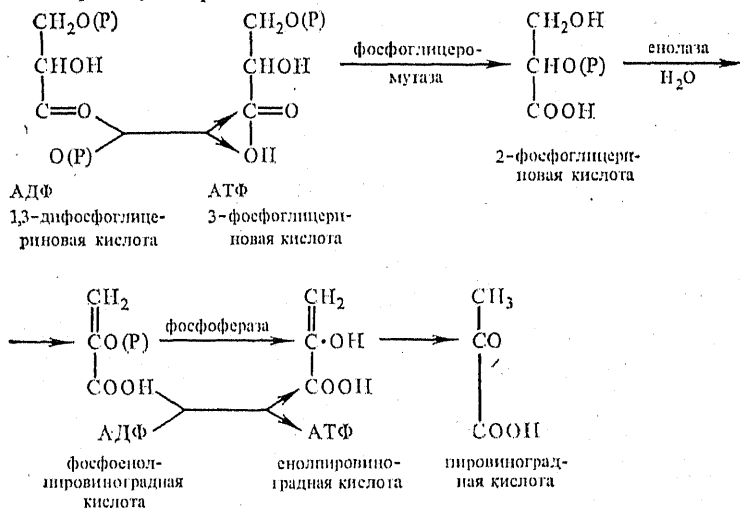
Далее молекула фруктозо-1,6-дифосфата под влиянием фермента альдолазы расщепляется на две молекулы фосфотриоз: фосфодиоксиацетон и 3-фосфоглицериновый альдегид. Фосфодиоксиацетон под действием фермента фосфотриозоизомеразы полностью превращается в 3-фосфоглицериновый альдегид.

Следующий этап гликолиза заключается в окислении 3-фосфоглицеринового альдегида специфической дегидрогеназой и фосфорилировании глицериновой кислоты с использованием минеральной фосфорной кислоты. Образовавшаяся в результате

этой реакции 1,3-дифосфоглицериновая кислота передает при участии фермента фосфофразы один остаток фосфорной кислоты молекуле АДФ, которая превращается в АТФ, при этом образуется 3-фосфоглицериновая кислота. Последняя под действием фермента фосфоглицеромутазы переходит в 2-фосфоглицериновую кислоту, которая под влиянием фермента енолазы превращается в фосфоенолпировиноградную кислоту и наконец в пировиноградную кислоту. Процесс преобразования 3-фосфоглицеринового альдегида в 1,3-дифосфоглицериновую кислоту осуществляется по схеме:



Процесс превращения 1,3-дифосфоглицериновой кислоты в пировиноградную происходит по такой схеме:

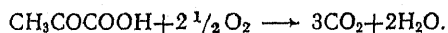


На рисунке 41 приведены общая схема реакций распада глюкозы до пировиноградной кислоты в анаэробной фазе дыхания и обратные реакции, в результате которых из пировиноградной кислоты синтезируется глюкоза. Ферменты гликолитического распада глюкозы легко экстрагируются из клеток, поэтому считают, что они локализируются в растворимой части цитоплазмы.

Образованием пировиноградной кислоты из фосфоенолпирувата заканчивается гликолитическое расщепление гексозы. На каждый моль использованной в этих реакциях гексозы расходуются два моля АТФ, тогда как в реакциях превращения двух молекул 1,3-дифосфоглицериновой кислоты и двух молекул фосфоенолпировиноградной кислоты синтезируются четыре молекулы АТФ, в результате остаются неиспользованными две молекулы АТФ. Кроме того, в ходе окисления гексозы до пирувата восстанавливаются две молекулы НАДН<sub>2</sub> или НАДФН<sub>2</sub> (в зависимости от растений); каждая из них, окисляясь, образует по три молекулы АТФ, а всего — шесть молекул АТФ. Таким образом, при гликолитическом распаде гексозы, который является начальным этапом анаэробного дыхания, происходит потребление двух молекул АТФ, регенерация АДФ и синтез четырех новых молекул аденозинтрифосфата. Пировиноградная кислота, образовавшаяся в результате описанных реакций в анаэробных условиях, подвергается превращениям, которые осуществляются при спиртовом или молочнокислом брожении.

### ХИМИЗМ АЭРОБНОЙ ФАЗЫ ДЫХАНИЯ

В аэробных условиях пировиноградная кислота в растениях окисляется полностью до СО<sub>2</sub> и Н<sub>2</sub>О. Это окисление, как установлено английским биохимиком Г. Кребсом, проходит последовательно с образованием ди- и трикарбоновых кислот, поэтому оно называется циклом ди- и трикарбоновых кислот, или лимоннокислым, или циклом Кребса, которым завершается окисление продуктов распада углеводов, жиров и белков. В результате молекула пировиноградной кислоты полностью окисляется до трех молекул углекислого газа и двух молекул воды:



Установлено, что в процессе постепенного окисления пировиноградной кислоты образуются различные промежуточные органические кислоты с четырьмя или шестью атомами углерода, встречающиеся в растениях.

Предложенная Г. Кребсом схема является дальнейшим развитием учения С. П. Костычева о генетической связи дыхания и брожения.



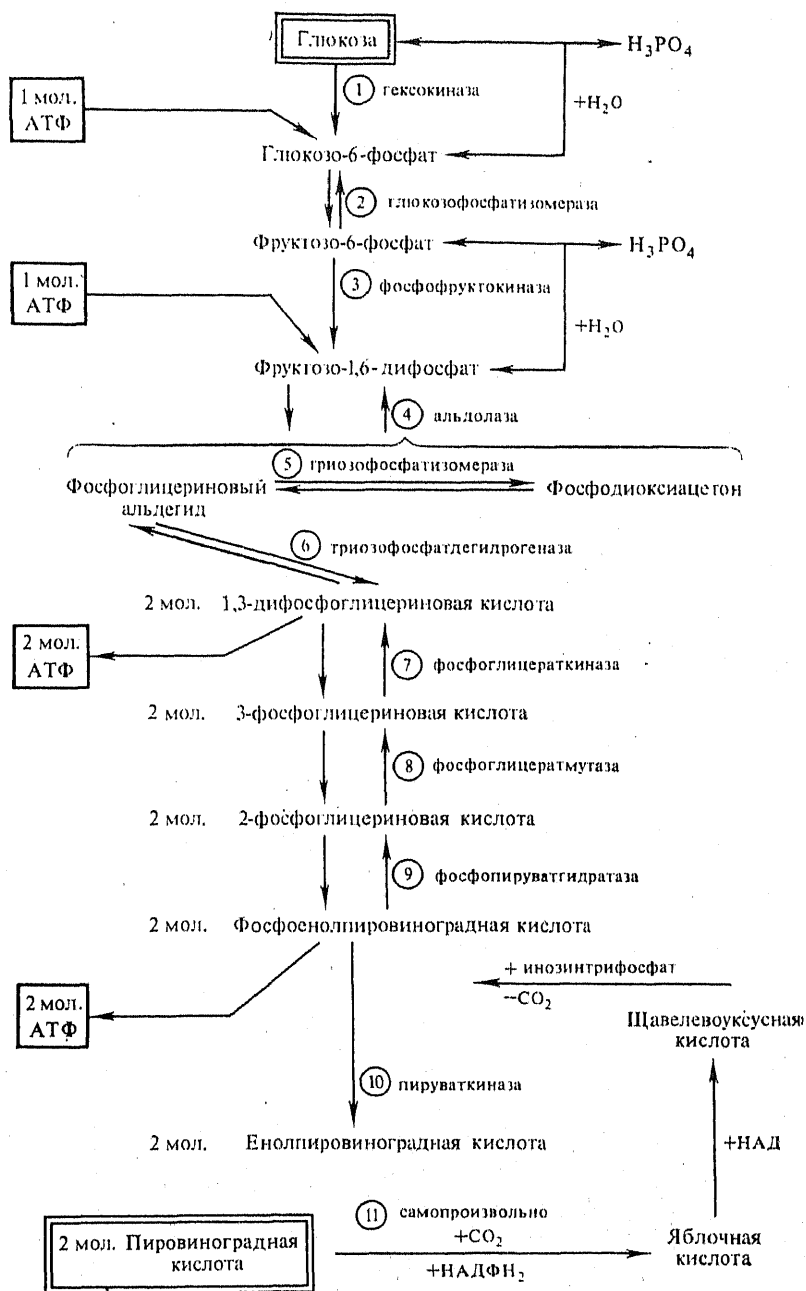


Рис. 41. Схема реакций анаэробного распада углеводов.

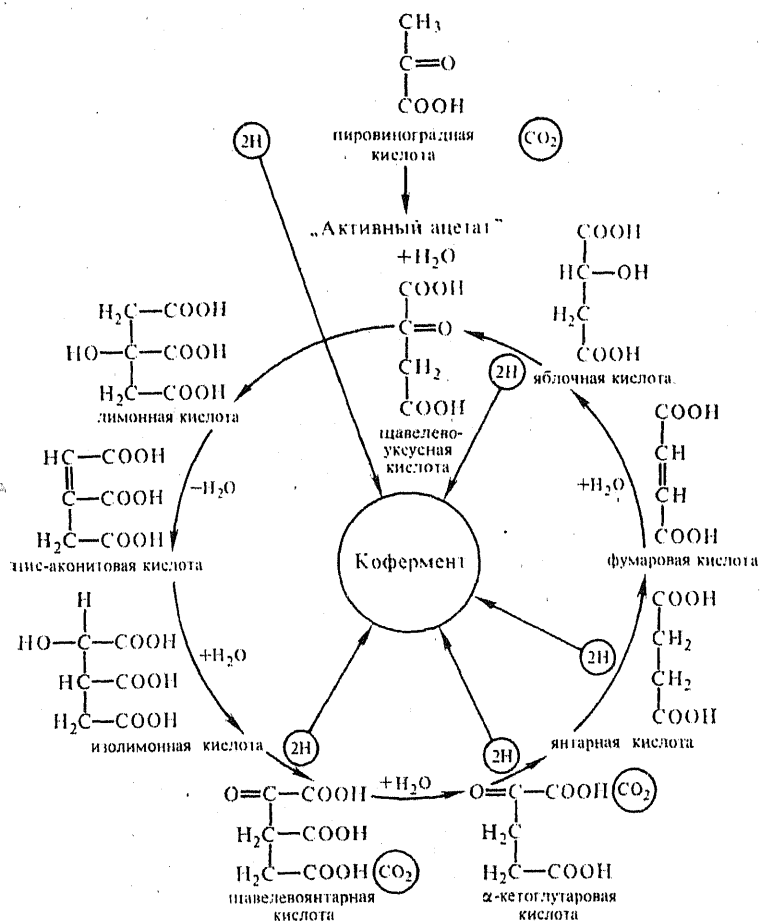


Рис. 42. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса).

Таким образом, цикл Кребса заключается в образовании лимонной кислоты из щавелевоуксусной кислоты и ацетилкоэнзима А (ацетил-КоА) и регенерации щавелевоуксусной кислоты из лимонной (рис. 42).

Первая реакция в цикле — образование промежуточного продукта «активированной» уксусной кислоты в виде ацетил-КоА, который окончательно окисляется. Энергия, выделяющаяся в пяти реакциях окисления, фиксируется в виде макроэргических пирозинатных связей аденозинтрифосфата. Это — следующие окислительно-восстановительные реакции: образование ацетилкоэнзима А; окисление лимонной и изолимонной кислот через цис-аконитовую до щавелевоянтарной кислоты, α-кетоглутаро-

вой — до сукцинил-КоА, янтарной — до фумаровой, яблочной — до щавелевоуксусной, которая является основным соединением в цикле: она катализирует полный распад пировиноградной кислоты, после чего происходит регенерация щавелевоуксусной кислоты в циклическом процессе.

Таким образом, с каждым оборотом цикла исчезает одна молекула пировиноградной кислоты и от различных компонентов цикла отщепляется три молекулы  $\text{CO}_2$  и пять пар атомов водорода (электронов).

Органические кислоты, входящие в цикл, имеются в тканях почти всех растений. В растениях найдены также все важнейшие ферментные системы, участвующие в превращении этих органических кислот, а именно: аконитаза, дегидрогеназы изолимонной, яблочной и янтарной кислот, фумараза, карбоксилаза щавелевоянтарной кислоты. Все ферменты цикла трикарбоновых кислот сконцентрированы в матриксе митохондрий; здесь также обнаружены ферменты окисления жирных кислот и др. Считают, что основное назначение цикла Кребса заключается в подготовке материала для синтетических процессов, происходящих во время роста молодых клеток. На такие процессы расходуются промежуточные продукты цикла:  $\alpha$ -кетоглутаровая, фумаровая кислоты и др. Эти соединения могут быть исходными веществами для многочисленных реакций синтеза и обмена аминокислот, синтеза нуклеотидов, образования различных циклических соединений, жиров и других веществ.

## ГЛИОКСИЛАТНЫЙ ЦИКЛ

Разновидностью цикла Кребса является глиоксилатный цикл, в котором в качестве источника углерода используются двууглеродные соединения, например ацетат  $\text{CH}_3\text{COOH}$ , и участвует глиоксилевая кислота ( $\text{CHOCOOH}$ ). Реакции цикла глиоксильвой кислоты лежат в основе превращения жира в углеводы. При прорастании высокомасличных семян в результате окислительного распада жирных кислот образуется значительное количество уксусной кислоты (рис. 43).

Ферменты глиоксилатного цикла у высших растений находятся в микротельцах клетки — глиоксисомах. Ферменты глиоксилатного цикла изоцитраза и синтетаза яблочной кислоты играют важную роль в обмене жиров (подсолнечник, клещевина).

В отличие от цикла Кребса в глиоксилатном цикле изолимонная кислота распадается на янтарную кислоту и глиоксильвый альдегид, вступающий в реакцию с  $\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{S}\text{—КоА}$  с образованием яблочной кислоты, которая далее превращается в фосфоенолпировиноградную кислоту, а последняя — в углеводы по схеме:

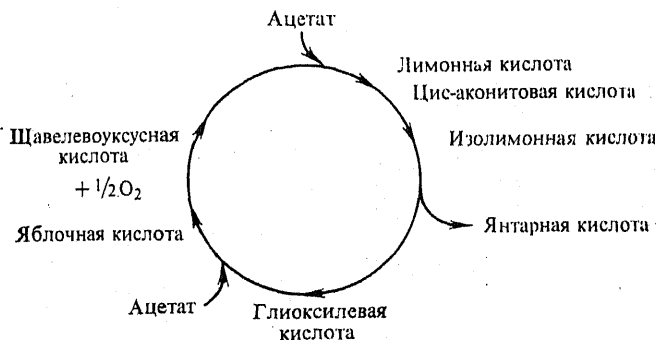
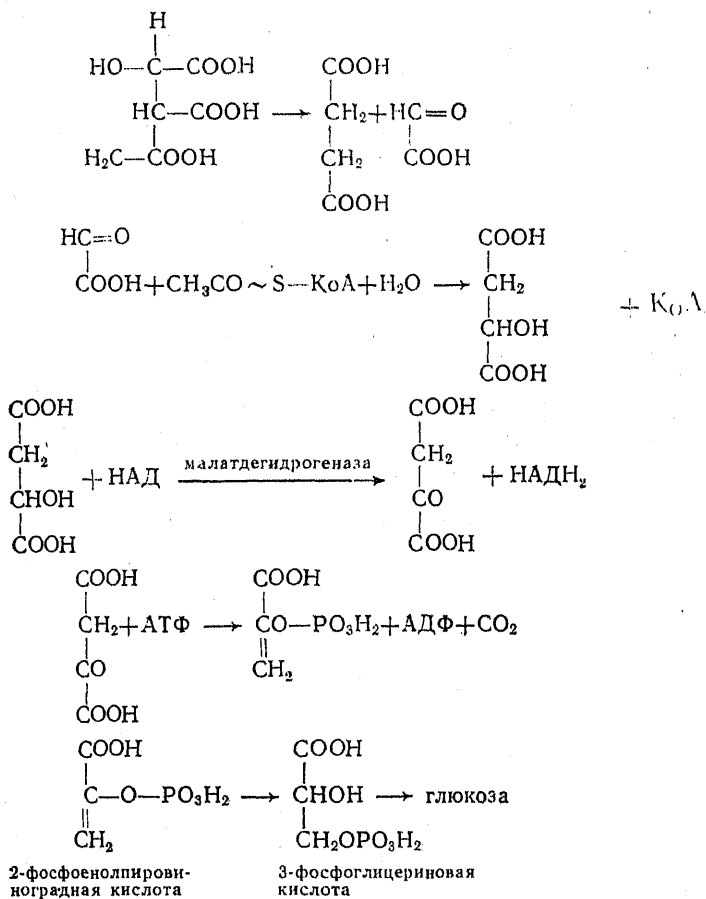


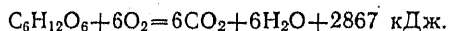
Рис. 43. Глиоксилатный цикл.

Таким образом, образовавшиеся при распаде жирных кислот молекулы ацетата превращаются в углеводы, из четырех молекул ацетата синтезируется одна молекула глюкозы. В этом и заключается физиологическая роль гликоксилатного цикла — аэробного процесса. Он имеет большое значение в дыхании зеленых листьев на свету. Глиоксилевая кислота является исходным веществом для образования аминокислоты гликокола.

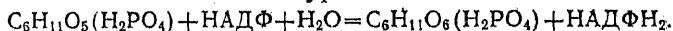
## ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ЦИКЛ

Наряду с распадом глюкозы путем гликолиза в живой растительной клетке происходит превращение ее еще и через пентозофосфатный, или пентозный, цикл. При этом первый углерод цепи глюкозы как бы отсекается в отличие от дыхательного распада при гликолитическом процессе, где углеводная цепь глюкозы распадается на две триозы. Пентозофосфатный цикл часто называют апотомическим окислением в отличие от гликолитического цикла, который называют дихотомическим.

Пентозофосфатный цикл характеризуется тем, что из шести молекул гексоз, входящих в серию реакций цикла, пять регенерируются, а одна окисляется по обычному уравнению



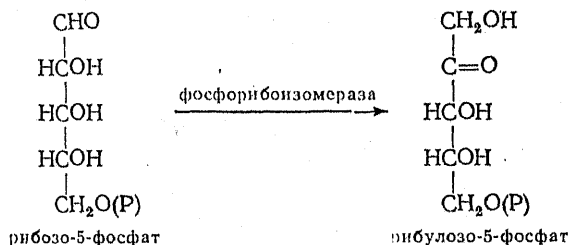
Расщепление глюкозы начинается, как и при гликолизе, фосфорилированием ее с участием фермента гексокиназы и АТФ и образованием глюкозо-6-фосфата и АДФ. Глюкозо-6-фосфат окисляется дегидрогеназой с участием в активной группе фермента никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ) до 6-фосфоглюконовой кислоты по уравнению



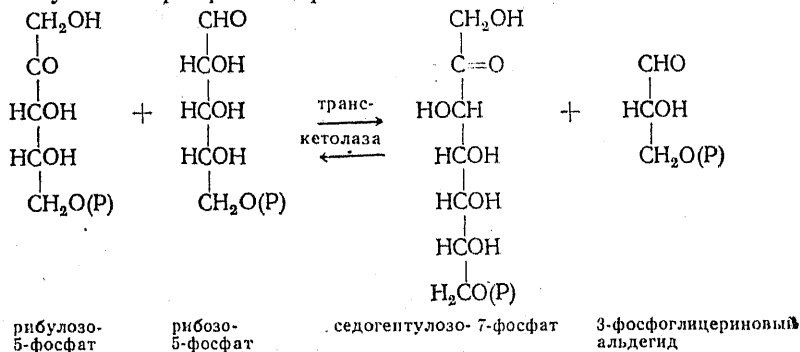
Далее 6-фосфоглюконовая кислота подвергается окислительному декарбоксилированию до рибозо-5-фосфата по уравнению



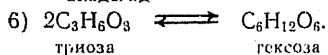
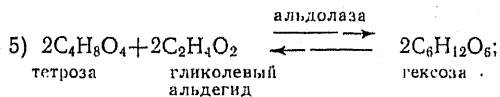
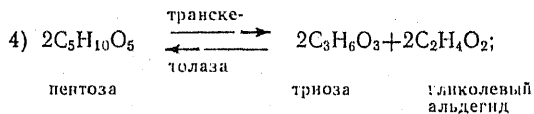
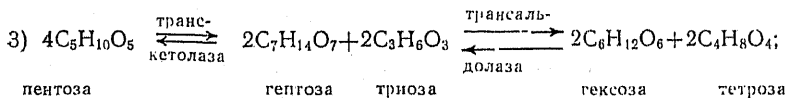
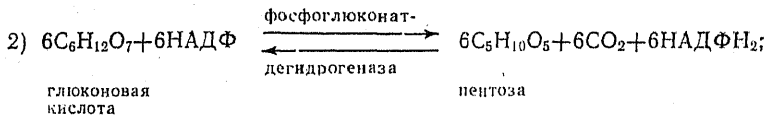
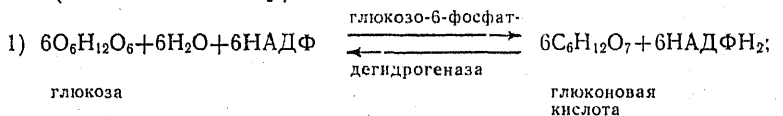
Рибозо-5-фосфат способен переходить в кетоформу — рибулозо-5-фосфат по уравнению



Из этих двух молекул изомеров фосфопентоз под влиянием фермента транскетолазы образуются семиуглеродный сахар — седогептулоза и фосфоглицериновый альдегид:



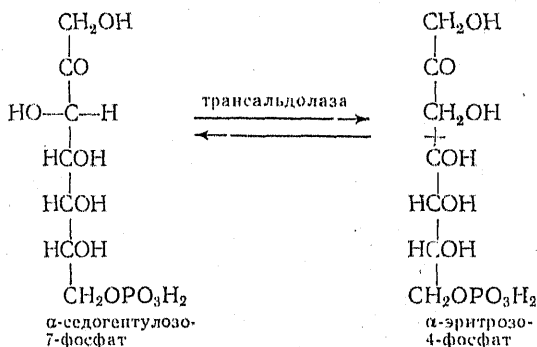
Под влиянием фермента трансальдозазы молекула фосфоглицеринового альдегида соединяется с триуглеродной цепью седогептулозы, и синтезируется одна молекула гексозофосфата, а от седогептулозы остается остаток тетрозы, которая в сочетании с двууглеродной частью молекулы пентозы дает вторую молекулу гексозофосфата. Остатки двух пентоз, триуглеродные цепи (триозы) соединяются между собой и образуют молекулу гексозы. Пентозофосфатный цикл превращений глюкозы можно изобразить (без фосфорных группировок) следующими уравнениями (по В. С. Стайлсу):



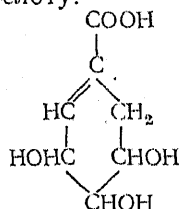
Из приведенных уравнений видно, что в 3-й и 5-й реакциях происходит регенерация гексозы — по две молекулы в каждой, а в 6-й реакции образуется еще одна молекула гексозы. Таким образом, за весь цикл превращений возобновляется пять молекул гексозы из шести, принимавших участие в нем. Одна (шестая) молекула гексозы окисляется до  $6\text{CO}_2$  и  $6\text{H}_2\text{O}$ . Вода образуется в результате окисления кислородом 12 молекул НАДФН<sub>2</sub>.

Пентозный цикл окисления — основной источник образования в клетке пентоз, которые используются при синтезе нуклеиновых кислот. Этот цикл является также источником рибулозы, которая в форме рибулозодифосфата служит акцептором  $\text{CO}_2$  в процессе фотосинтеза. Окисление глюкозы пентозофосфатным путем обнаружено в листьях многих растений (пшеница, свекла, фасоль, чай, пастернак, петрушка), в корнях ряда растений, в проростках пшеницы. Образовавшиеся в этом цикле вещества с различным количеством атомов углерода используются для многих биосинтезов.

В пентозофосфатном цикле образуется также эритрозо-4-фосфат:

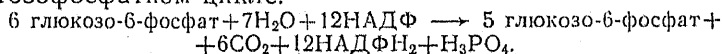


Соединяясь с фосфоенолпируватом, эритрозо-4-фосфат может образовывать шикимовую кислоту:



Шикимовая кислота является основой для синтеза ароматических соединений — дубильных веществ, лигнина, аминокислот (тирозина, триптофана и фенилаланина).

Общее суммарное уравнение аэробного окисления глюкозы в пентозофосфатном цикле:



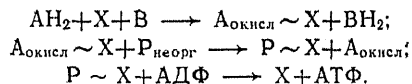
Как видно из суммарного уравнения, при полном окислении одной молекулы глюкозо-6-фосфата образуется 12 молекул НАДФН<sub>2</sub>. При окислении одной молекулы НАДФН<sub>2</sub> в процессе окислительного фосфорилирования синтезируются три молекулы АТФ. Всего при окислении одной молекулы глюкозо-6-фосфата образуется  $12 \cdot 3 = 36$  молекул АТФ, т. е. столько же, сколько при окислении углеводов в цикле ди- и трикарбоновых кислот.

Следовательно, дыхание является основным процессом в превращении веществ и энергии, а циклы Кребса и пентозофосфатный — главные пути окисления веществ в клетке.

### ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ ПРИ БИОЛОГИЧЕСКОМ ОКИСЛЕНИИ И ЭНЕРГЕТИКА ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ

В сложном окислительно-восстановительном процессе дыхания при полном окислении веществ в организме освобождается химическая энергия, из которой 35—60% превращается в так называемую энергию макроэргических связей аденозинтрифосфата (АТФ). Она фиксируется в пирогосфатных связях АТФ, энергия которых равна 33—42 кДж и обозначается в формулах знаком  $\sim$ , тогда как обычная пирогосфатная связь имеет лишь около 13 кДж на один моль.

Образование макроэргических связей в процессе окислительного фосфорилирования осуществляется в митохондриях по схеме:

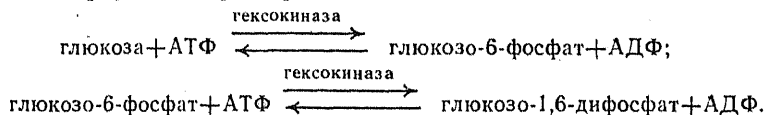


Вещество АН<sub>2</sub> окисляется, а вещество В восстанавливается. Соединение X в реакциях является переносчиком энергии при транспорте электрона. За счет энергии окисления вещество А образует с соединением X макроэргическую связь. Затем вещество А<sub>окисл</sub>~X фосфорилируется, и образуется соединение Р~X, которое является фосфоферментом с макроэргической фосфатной связью, реагирует с АДФ, переносит свой фосфат с макроэргической связью на АДФ, и образуется АТФ.

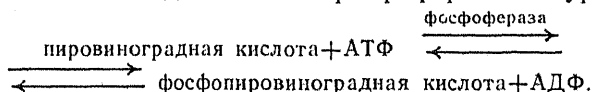
Известно много биохимических синтезов, при которых используется накопленная в аденозинтрифосфате энергия, например реакции синтеза эфиров глюкозы, образования сахарозы и гликогена из глюкозо-1-фосфата, синтез гиппуровой кислоты, глутатиона, глутамина, аргинина, пировиноградной кислоты, щавелевоуксусной, ацетоновой, масляной, лимонной кислот и многих других соединений, образующихся в процессе обмена веществ. Эти синтезы осуществляются через ряд реакций. Процесс начинается с переноса макроэргических фосфатных связей



АТФ на вещество, которое реагирует с участием ферментов переноса — фераз, например:

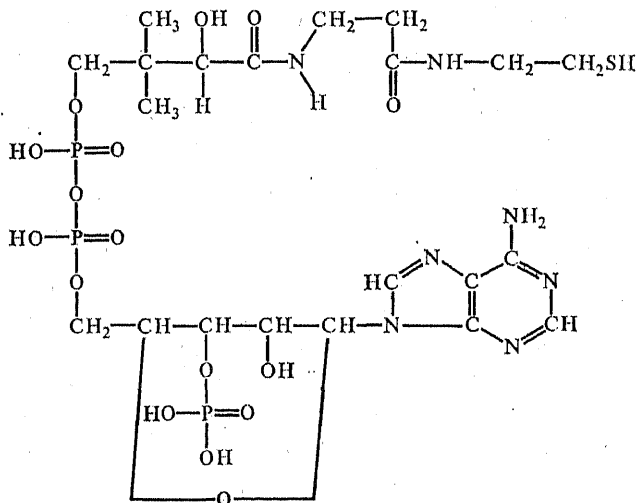


Процесс фосфорилирования пировиноградной кислоты также может происходить под влиянием фосфоферазы по уравнению



В биологическом окислении большая роль принадлежит фосфатам и ферментам фосфатазе и фосфорилазе. Фосфорная кислота фосфатов с помощью фермента фосфатазы отщепляется от сложных эфиров фосфорной кислоты, и этим обеспечивается ее дальнейшее использование в различных биохимических процессах. Фосфатазы, как известно, бывают кислые и щелочные. При участии фосфорной кислоты и фермента фосфорилазы осуществляется обратимый процесс расщепления гликозидных связей некоторых биологически важных соединений — крахмала, гликогена, сахарозы, нуклеозидов. Фосфорилаза способствует образованию фосфорнокислых эфиров в растительных организмах. Таким образом, фосфорилирование имеет исключительно важное значение в биологическом окислении веществ.

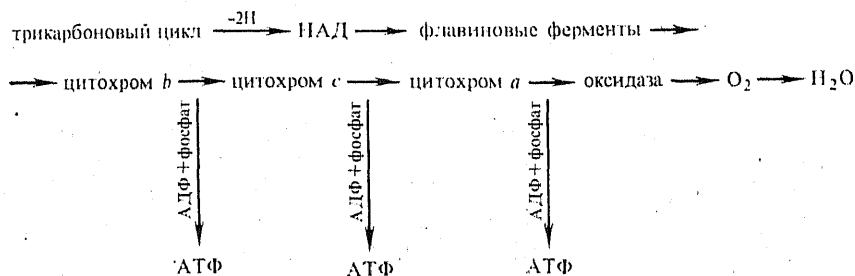
Другим носителем макроэргических связей, аккумулятором энергии является коэнзим А (кофермент А, КоА) — производное аденина, пантотеновой кислоты — витамина, аминокислоты тиоэтанолamina и трех остатков фосфорной кислоты, соединенных между собой:



КоА — биокатализатор, с участием которого активизируются образование в организме уксусной кислоты, синтез лимонной кислоты, жирных кислот и стеролов. Установлено, что каталитическая активность КоА определяется конечной SH-группой тиюэтаноламина, к которой присоединяется ацетильная группа с образованием ацетил-КоА. С участием КоА в клетке происходят синтезы, связанные с удлинением углеродных цепочек. В этой реакции участвует и АТФ. Сами АТФ и КоА образуются в растительной клетке в процессе окислительного фосфорилирования.

Механизм окисления имеет две важные особенности, а именно: а) освобождение энергии происходит при переносе атомов водорода (электронов\*) на кислород; б) энергия, освобождающаяся при дыхании, используется постепенно. Каждая пара атомов водорода после отщепления передается через ряд переносчиков, образующих дыхательную цепь, по которой, как по ступенькам, спускаются атомы водорода, отдавая постепенно свою потенциальную окислительно-восстановительную энергию от окисляемого вещества кислороду. Атомы водорода, образующиеся в дыхательной цепи, восстанавливают первый переносчик, он передает водород второму переносчику, второй — третьему и т. д., пока водород не достигнет кислорода.

Первым переносчиком дыхательной цепи является никотинамидадениндинуклеотид (НАД); вторым — флавиновые ферменты, имеющие белок, соединенный с динуклеотидом особого строения — флавином; третьим — цитохромы, которые и завершают перенос электронов непосредственно на кислород. При переносе водорода из цикла трикарбоновых кислот через НАД на кислород в трех точках дыхательной цепи, где отмечается наибольший перепад энергии, окисление сопряжено с фосфорилированием. За счет энергии, освобождающейся при переносе атомов водорода или электронов, из АДФ и неорганического фосфата образуется АТФ. Прохождение пары атомов водорода (или электронов) по цепи сопровождается синтезом АТФ:



\* Атом водорода диссоциирует на протон  $\text{H}^+$  и электрон  $e^-$ :  $\text{H} \rightleftharpoons \text{H}^+ + e^-$ .

Таким образом, АТФ является аккумулятором и трансформатором энергии в растительном организме.

Подведем энергетический баланс процесса дыхания. При анаэробном распаде гексозы до пировиноградной кислоты образуются четыре молекулы АТФ, из которых две молекулы расходуются на превращение глюкозы во фруктозо-1,6-дифосфат. Кроме того, получаются две молекулы НАДФН<sub>2</sub>, при окислении которых синтезируется шесть молекул АТФ. Вся энергия, освобождающаяся в процессе анаэробного распада гексозы до пировиноградной кислоты, аккумулируется в восьми молекулах АТФ.

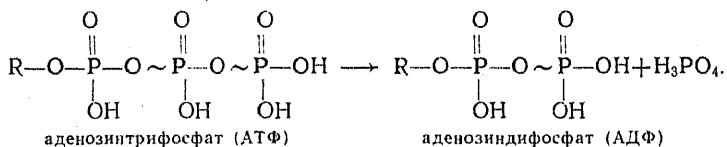
В цикле ди- и трикарбоновых кислот образуются молекулы восстановленных нуклеотидов: три молекулы НАДН<sub>2</sub>, одна молекула НАДФН<sub>2</sub>, одна молекула ФАДН<sub>2</sub> (ФАД — флавинадениндинуклеотид) и одна молекула АТФ при окислении  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты до янтарной. Четыре молекулы первых двух соединений при окислении дают  $4 \cdot 3 = 12$  молекул АТФ, одна молекула ФАДН<sub>2</sub> — две молекулы АТФ.

Следовательно, при аэробном окислении одной молекулы  $\text{CH}_3\text{COCOON}$  образуется  $12 + 2 + 1 = 15$  молекул АТФ, а окисление двух молекул пировиноградной кислоты дает 30 молекул АТФ. Всего в анаэробных и аэробных реакциях распада глюкозы синтезируется  $30 + 8 = 38$  молекул АТФ. Молекула гексозы имеет запас энергии 2868 кДж, а при окислении одного моля глюкозы в организмах используется лишь 38 молекул АТФ  $\times 42$  кДж = 1596 кДж. Остальная энергия ( $2868 - 1596 = 1272$  кДж) высвобождается клетками в виде тепла, повышая температуру внутри интенсивно дышащих органов, что, в свою очередь, способствует увеличению скорости биохимических реакций.

Энергия, освобождающаяся при дыхании, используется растением для разнообразных процессов жизнедеятельности (поглощение солей, поддержание на необходимом энергетическом уровне протоплазменных структур, синтез сложных органических соединений и др.).

Использование энергии любого экзергонического превращения для обеспечения эндергонических реакций возможно только в том случае, если между ними существует зависимость. Экспериментально было доказано, что выделяемая в процессах окисления энергия используется при синтезе органических веществ. Роль дыхания как источника энергии для жизненных процессов заключается в том, что эндергонические реакции связаны с окислительными. В окислительно-восстановительных реакциях, лежащих в основе дыхания, существенную роль играют соединения, способные связывать фосфорную кислоту и в процессе фосфорилирования конденсировать в фосфорных связях энергию, которая освобождается во время дыхания.

Наиболее типичным примером таких соединений, богатых энергией, является аденозинтрифосфорная кислота. Ее фосфатные группы с содержащейся в них энергией передаются на другие соединения, и таким образом используется энергия дыхания:



Аденозинтрифосфорная кислота может передать один или два фосфатных остатка различным соединениям, способным присоединить фосфорную кислоту и превращаться при этом соответственно в аденозиндифосфат или аденозинмонофосфат, которые, в свою очередь, способны присоединять минеральную фосфорную кислоту, превращаясь соответственно в аденозинтрифосфат и аденозиндифосфат. Энергия в молекуле АТФ используется на различные жизненные потребности клетки, в частности при синтезе фосфорных эфиров глюкозы, которые играют важную роль в процессах синтеза полисахаридов и др.

В опытах с тканями животных удалось установить, что на одну молекулу поглощенного кислорода образуется 4—7 связей с фосфатными остатками, богатыми энергией. По балансовому уравнению дыхания поглощение 1 моля кислорода соответствует освобождению энергии в количестве 468 кДж/моль, а энергия образующихся фосфатных связей составляет 42 кДж/моль на одну связь. Следовательно, при образовании 4—7 фосфатных связей на одну молекулу поглощенного кислорода используется  $\frac{42 \text{ (от 4 до 7) } 100}{468} = 35\text{—}60\%$  энергии дыхания. Таким образом, следует признать сопряженные реакции окисления и фосфорилирования в качестве процессов, аккумулирующих энергию дыхания для биосинтезов.

Следовательно, аденозинтрифосфорная кислота является источником энергии при различных превращениях в животных и растительных организмах. При использовании ее на 1 моль отщепленной фосфорной кислоты освобождаются те же 42 кДж, которые расходуются на образование  $\text{P}-\text{O} \sim \text{P}$  связей.

Было установлено, что динитрофенол (ДНФ) и другие вещества угнетают окислительное фосфорилирование\* без снижения интенсивности дыхания, которая даже повышается. Стимулирующее действие ДНФ заключается в нарушении сопряженности реакций дыхания (окисления) и фосфорилирования. Объ-

\* Интенсивность окислительного фосфорилирования характеризуется отношением количества фосфора к поглощенному кислороду при дыхании или к количеству пар электронов, перенесенных в процессе дыхания ( $\text{P}:\text{O}$ ).

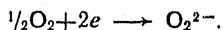
яснить это явление можно тем, что распад продуктов фосфорилирования под влиянием ДНФ приводит к постоянному освобождению фосфата и его акцептора, недостаток которых в окислительных системах снижает интенсивность окислительных процессов. Было также обнаружено, что под влиянием ядов (ДНФ) нарушается нормальная структура митохондрий.

Известны факты повышения интенсивности дыхания при неблагоприятных для синтетических процессов и роста условиях. Выяснено, что при завядании, охлаждении или перегреве в клетках растений наступает разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования, поскольку энергия дыхания передается другим реакциям обмена веществ. В результате этого дыхание оказывается как бы «холостым», т. е. не обеспечивает процессы жизнедеятельности необходимой энергией, которая рассеивается в виде тепла в окружающей среде. При недостатке калия в питании растений заметно повышается интенсивность дыхания с одновременной задержкой синтеза белка и роста растений. При старении листьев и созревании плодов также наблюдается значительное активизирование процесса дыхания и угнетение реакций фосфорилирования.

### **ХЕМИОСМОТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА ОКИСЛЕНИЯ И ФОСФОРИЛИРОВАНИЯ**

Английский биохимик П. Митчелл в 1961 г. предложил оригинальную схему окислительного фосфорилирования. Эта гипотеза основана на представлении о том, что энергия окисления субстрата ( $\text{AH}_2$ ) используется для образования электрохимического потенциала ионов водорода по обе стороны внутренней мембраны митохондрий, о векторном перемещении электронов через мембрану как движущей силе в реакции энергетического сопряжения.

Согласно гипотезе Митчелла, дыхание и фосфорилирование связаны между собой через посредство электрохимического потенциала и ионов водорода на митохондриальной мембране. Функционирование дыхательной цепи, локализованной во внутренней митохондриальной мембране, приводит к накоплению ионов  $\text{H}^+$  по одну сторону мембраны и образованию ионов  $\text{OH}^-$  — по другую. При этом снаружи остаются  $2\text{H}^+$  и окисленный субстрат, а на внутреннюю сторону передаются два электрона по дыхательной цепи, встроенной в толщу мембраны (например, цитохромоксидазе), соответствующему акцептору водорода В (в рассматриваемом примере кислороде), который затем соединяет  $2\text{H}^+$  из водной фазы митохондриального матрикса:



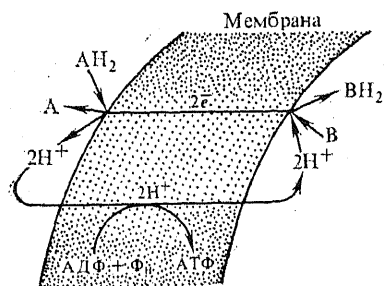
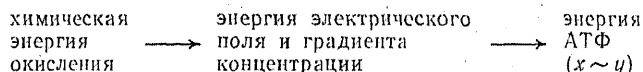


Рис. 44. Принцип хемиосмотического сопряжения и фосфорилирования (по П. Митчеллу).

Предполагается, что ионы  $H^+$  остаются связанными с внешней поверхностью мембраны, сообщая ей положительный заряд, а электроны, перенесенные на внутреннюю поверхность, заряжают ее отрицательно.

В результате между двумя поверхностями мембраны возникает разность потенциалов. Передвижение протонов водорода (рис. 44) с наружной стороны мембраны к внутренней рассматривается как процесс, сопряженный с присоединением остатков неорганического фосфата к АДФ и образованием АТФ.

Кроме электрического поля, мембрана имеет градиент концентрации ионов водорода. Эти два градиента — электрический и концентрационный — и являются непосредственно источником энергии для синтеза АТФ:



Хемиосмотическая гипотеза объясняет необходимость мембран и механизм действия веществ — разобщителей окисления и фосфорилирования (протонофоры). Последние служат переносчиками протонов через мембрану. При этом перенос их осуществляется на той стороне мембраны, где дыхание создает избыток ионов  $H^+$ , затем происходит их диффузия через мембрану и освобождение  $H^+$  в противоположном отсеке, где водородные ионы в дефиците.

На рисунке 45 приведена схема окисления (реакция I) и синтеза АТФ (реакция II) в митохондриальных мембранах.

Окисление субстрата  $AH_2$  (реакция I) ферментом — акцептором электронов происходит на левой внешней поверхности мембраны. В результате электроны присоединяются к ферменту ЭТЦ, а протоны перемещаются в воду. Затем электроны переносятся на правую (внутреннюю) сторону мембраны и там восстанавливают молекулярный кислород или какой-либо другой акцептор водорода (обозначен буквой В). Вещество В, присоединив электроны, связывает ионы  $H^+$  справа от мембраны, превращаясь в  $BH_2$ . Синтез АТФ (реакция II) осуществляется таким образом, что два иона  $H^+$  отщепляются от АДФ и фосфата (Р) с правой стороны мембраны, компенсируя потерю двух  $H^+$  при восстановлении вещества В. Один из атомов кислорода фос-

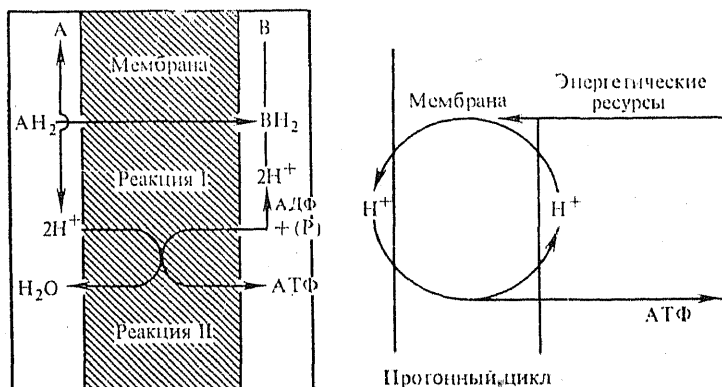


Рис. 45. Схема окисления и синтеза АТФ в митохондриальных мембранах (хемосмотическая гипотеза Митчелла).

фата переносится на другую сторону мембраны и, присоединив два иона  $H^+$  из левого отсека, образует  $H_2O$ . Остаток фосфила присоединяется к АДФ, образуя АТФ (В. П. Скулачев).

Таким образом создаются протонный цикл и протонный потенциал  $\Delta \mu H$ , которые служат промежуточным звеном между источником энергии и АТФ: субстрат дыхания  $\rightarrow \Delta \mu H \leftarrow$  АТФ, или субстрат дыхания  $\rightarrow \Delta \mu H \rightarrow$  АТФ, поскольку второй процесс обратим.  $\Delta \mu H$  — общий продукт двух разных ферментных систем — дыхательной и АТФ-азной и сопрягающий фактор между дыханием и фосфорилированием. Создается своего рода протонный насос, а  $\Delta \mu H$  является транспортером энергии, в котором перенос ее осуществляется с помощью тяжей между митохондриями и непосредственного соприкосновения мембран митохондрий, образуя митохондриальный ретикулум. Ионы  $K^+$  и  $Na^+$  в мембранах создают определенную устойчивость, стабилизацию возникновения протонного потенциала. П. Митчелл измерил разность потенциалов ( $\Delta \psi$ ) и разность концентраций ионов  $H^+$  между митохондриями и средой ( $\Delta p H$ ), а также подсчитал величину потенциальной энергии  $H^+$ . Протонодвижущая сила, или разность электрохимических потенциалов водородных ионов ( $\Delta \mu H$ ), оказалась равной 0,25 В, из них 0,2 В  $\Delta \psi$  и 0,05 В  $\Delta p H$ .

Интересные эксперименты проводились с белком бактериородопсином, полученным из галофильных бактерий, в котором содержится пигмент каротиноид ретиналь или ретинен (альдегидная форма витамина А). Исследования показали, что фосфолипидная мембрана (протеолипосомы) с добавлением бактериородопсина может переносить водородные ионы за счет

**11. Влияние температуры на дыхание яровой пшеницы в различные фазы развития, мг CO<sub>2</sub> на 1 кг листьев в час**

Фаза развития	Температура, °C			
	10	20	30	40
Появление второго листа	803	1212	2115	2930
Выход в трубку	694	944	1731	2633
Молочная спелость	439	825	1782	2538

энергии света ( $\Delta pH$ ). Этим была продемонстрирована способность белка превращать энергию света в электричество. По значению идеи протонного цикла сравнивают с циклом Кребса. П. Митчелл считает, что для биоэнергетики они имеют такое же значение, как концепция двойной спирали ДНК в молекулярной генетике.

**ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ ОТ УСЛОВИЙ СРЕДЫ И ОТДЕЛЬНЫХ ФАКТОРОВ.  
СПОСОБЫ УПРАВЛЕНИЯ ДЫХАНИЕМ РАСТЕНИЙ**

**Температура.** Интенсивность дыхания увеличивается с повышением температуры, если она не достигает предела, при котором прекращается жизнедеятельность организма. Однако увеличение дыхательной активности под влиянием повышения температуры неодинаково не только у различных видов растений, но и у отдельных органов и тканей одного растения (табл. 11).

Таким образом, в зависимости от фазы развития и температуры интенсивность дыхания растительных тканей изменяется в определенном интервале и подчиняется правилу Вант-Гоффа. Согласно этому правилу, скорость обычных химических реакций при повышении температуры на 10 °C возрастает в 2—2,5 раза. Это увеличение скорости называется температурным коэффициентом ( $Q_{10}$ ).

Однако экспериментальные данные свидетельствуют, что температурный коэффициент дыхания варьирует в более широких пределах и зависит от вида растений, фазы развития и условий среды. Так, листья озимой пшеницы при 10—20 °C имеют  $Q_{10}=2,72$ , а при 30—40 °C — 1,8, зеленые плоды лимонов при 10—20 °C — 13,4, а при 30—40 °C — 2,3. Минимум, оптимум и максимум интенсивности дыхания при различных температурах не остаются постоянными у растения и зависят прежде всего от фазы его развития, органа и физиологического состояния.

**Влажность.** Интенсивность дыхания в значительной мере обуславливается содержанием воды в тканях. Это можно пока-



12. Дыхательный газообмен зерна пшеницы в зависимости от влажности  
(по А. И. Смирнову)

Влажность зерна, %	За 1 ч при 25 °С, мм <sup>3</sup>		CO <sub>2</sub> /O <sub>2</sub>
	поглощено O <sub>2</sub>	выделено CO <sub>2</sub>	
18	2,92	5,75	1,97
25	53,21	57,98	1,09
30	92,55	90,59	0,98

зать на примере изменения дыхательного газообмена зерна пшеницы при различном количестве воды в нем во время набухания (табл. 12).

Из таблицы 12 видно, что с повышением содержания воды в зерне интенсивность дыхания возрастает. При созревании зерна, когда количество воды в нем постепенно уменьшается, интенсивность дыхания, наоборот, снижается (табл. 13).

Следовательно, интенсивность дыхания как при влажности зерна выше 18%, так и при набухании и созревании его резко повышается. Это явление связано с усилением газообмена тканей зародыша и других частей зерна.

Условия водоснабжения растений также влияют на интенсивность дыхания. Так, 32—34-дневные растения сахарной свеклы, произраставшие при 100, 60 и 39%-ной влажности почвы, наиболее интенсивно дышали при недостаточном водоснабжении по сравнению с оптимальным и избыточным. Количество выделенного углекислого газа в пересчете на глюкозу, израсходованную при дыхании, на 100 см<sup>2</sup> листьев в час составляло: при наибольшем увлажнении — 0,68 мг, при среднем — 0,72 и при недостаточном — 1,30 мг (А. Л. Курсанов).

Вегетирующие растения при недостаточном увлажнении почвы приобретают ряд признаков засухоустойчивости: увеличивается количество устьиц на обеих сторонах листьев, повышается осмотическое давление в клетках эпидермиса, активируется фотосинтетический аппарат, больше накапливается ассимилятов на единицу листовой площади. Однако преимущество остается за растениями, хорошо снабжавшимися водой.

И. М. Толмачев установил, что когда растения сахарной свеклы в некоторой мере обезвоживаются, что наблюдается с повышением температуры воздуха (более 30 °С) в полуденные часы, то они переходят на анаэробное дыхание с интенсивным выделением CO<sub>2</sub>. Это свидетельствует о депрессии фотосинтеза и активации процесса дыхания. В результате недостатка воды в растении дыхательные ферменты проявляют разную активность. В частности, угнетается активность дегидрогеназных ферментов, деятельность которых обуславливает вовлечение кислорода в процесс дыхания.

**13. Дыхание зерна пшеницы на разных этапах созревания**  
(по А. И. Смирнову)

Степень зрелости	Выделено на 1 г массы сухого ве- щества в 1 ч при 25 °С, мкл		CO <sub>2</sub> /O <sub>2</sub>	Влажность зерна, %
	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>		
Молочная 18/VII	672	624	0,93	64,8
» 29/VII	410	380	0,93	50,2
Ранняя восковая 3/VIII	320	316	0,99	42,5
Поздняя » 12/VIII	2,2	2,5	1,04	18,3

Следовательно, длительное недостаточное водоснабжение может вызвать переход растений на обмен веществ с отрицательным дыхательно-ассимиляционным комплексом, что приводит к снижению урожайности.

**Минеральное питание.** Этот фактор оказывает значительное влияние на процесс дыхания растительных клеток. Так, доказано, что дефицит калия приводит к повышению интенсивности дыхания, а при внесении его в питательную среду дыхательный газообмен снижается, при этом углекислого газа выделяется значительно меньше, чем поглощается кислорода. Активирование дыхания при недостатке калия может быть следствием значительных сдвигов в азотном обмене, в результате чего накапливается амин путресцин ( $H_2NCH_2CH_2CH_2CH_2NH_2$ ) — продукт декарбоксилирования орнитина (диаминомонокарбоновой аминокислоты). Накопление путресцина вызывает интоксикацию тканей, с чем часто связывают активирование дыхания. Кроме того, на характер дыхательного процесса влияют формы азота, которые вносят в питательную среду (табл. 14).

Так, при нитратном питании интенсивность дыхания заметно снижается, образуется значительно больше органических кислот, чем при аммиачном. Как считает Н. С. Туркова, при внесении в среду аммиачных удобрений в растениях в большей мере накапливаются восстановленные вещества (каучук, эфирные масла и др.).

Следовательно, формы азотных удобрений значительно влияют на окислительно-восстановительные процессы в растениях.

Интенсивность дыхания в зависимости от минерального питания обуславливается также биосинтезом различных дегидрогеназ, являющихся сложными белками, для формирования которых необходимы макро- (азот, фосфор, сера) и микроэлементы (медь, марганец, молибден), поглощаемые корневой системой из почвы.

#### 14. Влияние форм азота на содержание органических кислот в листьях махорки (по А. Н. Владимирову)

Форма азота	Общее содержание органических кислот, мг-экв. на 100 г воздушно-сухого вещества	Лимонная кислота, %
Нитраты	270,9	3,24
Аммоний	141,2	0,55

Поступление элементов минерального питания зависит от интенсивности дыхания корневой системы, которая представляет ионы  $\text{H}^+$  и  $\text{HCO}_3^-$ , используемые при усвоении ионов минеральных солей. Такие поглощенные ионы сами активируют дыхание. Это так называемое солевое дыхание. Однако известно, что избыточное поступление некоторых ионов, например нитратов, вызывает снижение интенсивности дыхания. Объясняется это тем, что различные ионы неодинаково влияют на дыхание отдельных тканей корня в зависимости от свойств ионов и участия их в обмене веществ.

Передвижение веществ в растении тесно связано с дыханием, следовательно, более активное дыхание свойственно сосудисто-волокнистым пучкам по сравнению с паренхимными тканями. Исследования показали, что передвижение сахаров из листьев в корни сахарной свеклы проходит в активированной форме — в виде фосфорных эфиров сахарозы.

Наконец, недостаточное минеральное питание может привести к нарушению структуры митохондрий и вызвать нарушение окислительного фосфорилирования и разобщение его с дыханием.

Таким образом, условия минерального питания создают определенную основу и субстрат для важной физиологической функции — дыхания.

**Свет.** Влияние света на интенсивность дыхания изучено еще недостаточно. Условия освещения влияют как на интенсивность дыхания, так и на окислительно-восстановительный режим тканей. В листе на свету образуются активные восстановители (аскорбиновая кислота и др.), восстановительная активность тканей возрастает в течение дня и снижается ночью, а кислотность в листьях уменьшается днем и увеличивается ночью, особенно возрастает в листьях в темные часы суток содержание лимонной кислоты. Опыты с  $^{14}\text{CO}_2$  показали, что листья пшеницы поглощают углекислый газ как на свету, так и в темноте, а листья гороха — только на свету.

Влияние света на дыхание связано также с фотопериодической реакцией растений. Так, у растений короткого дня поглощение  $\text{CO}_2$  постепенно возрастает в темноте и усиливается выделение его на свету. Если же действие темноты кратковремен-

но прерывается освещением, то темновая фиксация углекислого газа ослабевает и на свету более интенсивно идет его выделение. Это объясняется тем, что в условиях короткого дня происходит адаптированный синтез ферментных систем, которые катализируют реакции поглощения  $\text{CO}_2$  в темноте.

Таким образом, действие света на дыхание очень сложно и связано со многими функциями и особенностями растений, внешними условиями, характером и направленностью обмена веществ.

Темновое дыхание рассматривается как состоящее из двух компонентов — дыхания роста ( $Rq$ ) и дыхания поддержания структур ( $Rm$ ):

$$R = cRq + bRm,$$

где  $c$  и  $b$  — коэффициенты затрат соответственно на дыхание роста и дыхание поддержания структур.

При темновом дыхании растений первичные продукты фотосинтеза (глюкозы) превращаются в структурное вещество растения с обновлением структур белковых молекул и поддержанием ионных градиентов в клетках.

Дыхание поддержания структур включает энергию, необходимую для ресинтеза веществ, претерпевающих обновление в процессе обмена веществ (ферментные белки, рибонуклеиновые кислоты, липиды мембран), поддержания в клетке необходимой концентрации ионов и величины рН, уровня внутриклеточных метаболитов против градиента концентрации и функционально активного состояния структур.

На дыхание роста расходуется 14—17% усвоенного за день углекислого газа ( $c=0,14—0,17$ ). Затраты на дыхание поддержания структур составляют 0,005—0,2 г углерода на 1 г углерода в растении при 20 °С. Расходы на дыхание поддержания структур пропорциональны фитомассе и резко возрастают в конце вегетации. Ежесуточные расходы на дыхание поддержания структур при урожае сухой вегетативной массы 20 т с 1 га составляют 0,2 т сухого вещества с 1 га. При формировании урожая кукурузы и сахарной свеклы 17—18 т сухого вещества с 1 га на дыхание поддержания структур (при  $b=0,01$ ) расходовалось до 60% органического вещества урожая.

Затраты на дыхание в дневные часы, особенно в период вегетативного роста, по-видимому, частично могут быть уменьшены за счет реассимиляции  $\text{CO}_2$  дыхания, путем снижения скорости старения хлоропластов и увеличения содержания хлорофилла в надземных нелистных органах растений. Кроме того, представляется возможным временное резервирование ассимилятов и использование их на репродуктивный рост. Установлено также, что потери за счет отмирания надземных частей у разных видов сельскохозяйственных растений составляют 10—30%.

**Ионизирующее излучение.** В настоящее время уделяется большое внимание действию ионизирующего излучения на рост и обмен веществ в тканях растений. На различные растения (картофель, сахарную свеклу, гречиху, коноплю, кукурузу и др.) воздействовали разными дозами облучения — от 100 до 25 тыс. Р и выше. Выяснилось, что семена различных растений и сортов неодинаково реагируют на действие  $\gamma$ -лучей. Установлено, что положительное действие облучения зависит от многих условий, и прежде всего от его дозы.

Изучение действия  $\gamma$ -лучей на дыхание растений показало, что оно изменяется в зависимости от характера и состояния тканей. Так, у клубней картофеля после облучения  $^{60}\text{Co}$  в дозах 10 и 20 тыс. Р интенсивность дыхания глазков снижалась, тогда как ткани мякоти на протяжении 20 дней после облучения дышали более интенсивно. Наблюдалось накопление свободных сульфгидрильных соединений в тканях и снижение интенсивности окислительного фосфорилирования митохондрий.

Изучение действия ультрафиолетовых лучей (УФ) на растения показало, что УФ-лучи не влияют на дыхание, но угнетают фотосинтез. Усиление дыхания под влиянием УФ-лучей наблюдалось при предварительном выдерживании растений в темноте (двое суток). Это объясняется отсутствием в клетках веществ, которые образуются при ассимиляции  $\text{CO}_2$  на свету и проявляют защитное действие при УФ-облучении растений.

**Газовый состав среды.** Этот фактор существенно влияет на интенсивность дыхания растений. Установлено, что с повышением концентрации кислорода в атмосфере интенсивность дыхания многих растительных тканей возрастает, а при повышении концентрации углекислого газа — уменьшается. Градиент содержания  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  влияет на градиент интенсивности аэробного дыхания мясистых органов: корнеплодов, клубней картофеля, плодов и др.

Исследования показали, что с повышенным содержанием в атмосфере  $\text{CO}_2$  значительно усиливается накопление органических кислот в тканях растений (табл. 15).

Установлено также, что углекислый газ, фиксированный в темноте, используется растениями на образование органических кислот. С изменением газового состава воздуха меняются интенсивность кислородного дыхания, соотношение активности отдельных ферментных систем и путь превращения глюкозы. При недостатке кислорода преобладают анаэробные процессы и гликолитический путь превращения глюкозы, а в условиях высокого содержания его в воздухе может быть достаточно сильно выражен пентозофосфатный цикл превращения глюкозы, т. е. прямое окисление глюкозы без предварительного гликолиза. Так, в хорошо аэрированных тканях листьев значительное место в катаболизме занимает пентозофосфатный распад

15. Влияние повышения парциального давления  $\text{CO}_2$  на содержание органических кислот у различных растений (по Н. С. Турковой)

Объект исследования	Содержание $\text{CO}_2$ в воздухе. %	Сумма кислот на 100 г вещества, мг-экв.	%
Клубни картофеля сорта Красная роза	Нормальное	0,554	100
	10	2,030	368
	20	1,065	192
Семена гороха	Нормальное	0,215	100
	17	0,277	139
Зерна пшеницы	Нормальное	0,147	100
	10	0,202	139

глюкозы. Было также установлено, что при недостаточном доступе кислорода часто повышается активность цитохромоксидазы, для которой характерно энергичное взаимодействие с молекулярным кислородом, а в условиях хорошей аэрации усиливается деятельность флавиновых оксидаз, менее активных в реакциях с кислородом (Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская). Наконец, было выяснено, что как при недостаточном содержании кислорода, так и при повышенном содержании углекислого газа уменьшается дыхательная активность тканей растений.

**Физиологически активные вещества и ингибиторы.** Многие исследования посвящены изучению действия физиологически активных веществ на растительный организм в целом, и в частности на функцию дыхания и рост. Так, изучение влияния гетероауксина ( $\beta$ -индолилуксусной кислоты) на дыхание пшеницы с помощью меченой по  $^{14}\text{C}$  глюкозы показало повышение общего уровня активности дыхания и усиление пентозофосфатного превращения глюкозы по сравнению с гликолитическим путем.

Считают, что гликолитическая направленность дыхания способствует синтезу ДНК, а следовательно, и делению клеток, тогда как пентозофосфатный путь превращения глюкозы, который приводит к образованию значительных количеств рибозы, активирует синтез РНК. Доказано, что масса сырого вещества клеток увеличивается пропорционально возрастанию содержания РНК. Считают, что ауксины активируют рост растений через непосредственное влияние их на синтез РНК.

При действии на листья и стебли растений малыми концентрациями гетероауксина ( $10^{-5}$ — $10^{-6}$  моля) окислительная активность тканей повышается, а при более высоких концентрациях снижается. Однако действие той же концентрации гетероауксина зависит от состояния окислительного режима тканей, что связано с возрастом и фазами развития растений. Очевидно, существует определенная взаимосвязь между ауксинами и окислительно-восстановительными условиями в тканях: ауксины

могут изменять окислительно-восстановительный режим тканей, и действие их зависит от уровня окислительно-восстановительного потенциала в клетках. Как отмечали многие исследователи, кроме ауксинов, усиление интенсивности дыхания прорастающих семян и вегетирующих растений вызывает также обработка их гиббереллином и препаратом 2,4-Д.

Изучение действия ряда ингибиторов и ядов показало, что динитрофенол (ДНФ) полностью ингибирует транспорт ауксинов в концентрациях, стимулирующих дыхание у растений подсолнечника. Значительно угнетали передвижение ауксинов такие химические агенты, как йодацетат, фенилмеркурхлорид, трийодбензойная кислота и др. Полярное движение ауксинов ингибируется теми же веществами, что и дыхание.

В последние годы широко изучается ингибитор роста растений гидразид малеиновой кислоты как антиметаболит, близкий по химическому строению к одному из оснований нуклеиновых кислот — урацилу, который тормозит их биосинтез. В тканях растений после обработки этой кислотой заметно снижается интенсивность поглощения кислорода в процессе дыхания, что имеет непосредственную связь с превращением углеводно-фосфатных соединений, с изменением активности их ферментных систем. Так, обработка посевов сахарной свеклы и картофеля за 2—3 нед до уборки раствором гидразида малеиновой кислоты из расчета 9 кг на 1 га приводила к уменьшению потерь крахмала и сахара при хранении урожая в 2—3 раза. Через 5 мес хранения в корнеплодах сахарной свеклы с посевов, обработанных таким способом, потери сахара составляли 5,4% их содержания при уборке, а с необработанных — 10,6%. Показана возможность применения гидразида малеиновой кислоты для ингибирования биохимических процессов многих сельскохозяйственных культур с целью повышения их продуктивности.

Следовательно, создавая определенные внешние условия или влияя отдельными факторами, можно направить процесс дыхания на максимальную продуктивность растений.

**Способы управления дыханием растений.** Рассмотрим некоторые приемы управления дыханием при хранении сельскохозяйственных культур. Большое значение для хранения зерна, плодов, овощей, корнеплодов имеет создание соответствующих условий среды. Во время хранения этой продукции идет процесс дыхания, при котором выделяются энергия в виде тепла, углекислый газ и вода, расходуются органические вещества, в результате чего уменьшается ее масса. Для нормального хранения зерна злаковых и бобовых культур предельная влажность составляет 14,5—15%, а семян масличных — 8—9%. При повышенной влажности резко усиливается дыхание, которое сопровождается появлением в тканях зерна свободной воды, что, в свою очередь, вызывает активирование процессов обмена ве-

ществ. При увеличении влажности семян пшеницы с 14 до 22% дыхание значительно возрастает лишь при повышении температуры с 0 до 10°C ( $Q_{10}$  увеличивается с 5 до 12), что может привести к аккумуляции тепла и вызвать их самосогревание. Поэтому семена с повышенной влажностью нельзя хранить толстым слоем. Дальнейшее увеличение температуры до 50°C при высокой влажности семян (18—22%) не вызывает повышения интенсивности дыхания, оно даже постепенно уменьшается с увеличением влажности, газообмен в семенах ухудшается.

При недостаточном доступе воздуха к семенам преобладают процессы анаэробного дыхания, что сопровождается образованием этилового спирта, выделение и накопление которого пагубно влияет на зародыш и приводит к снижению всхожести.

В Сибири применяют воздушный обогрев семян перед посевом, так как вследствие холодной и дождливой осени они не созревают. Этот прием повышает посевные качества семян, что обусловлено усилением обмена веществ в результате увеличения интенсивности дыхания.

При хранении плодов и овощей главным фактором является температура. Здесь не приходится говорить о влажности, так как она у этой продукции достаточно высокая. Наилучшая температура для хранения плодов и овощей около 0°C. Обычно их хранят в холодильниках и хранилищах при температуре не выше 3—7°C.

При дыхании незрелых плодов и овощей в них накапливаются продукты анаэробного дыхания — этиловый спирт и ацетальдегид. Поэтому такие плоды и овощи хуже сохраняются и, кроме того, во время хранения приобретают неприятный вкус.

### **ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ФОТОСИНТЕЗОМ И ДЫХАНИЕМ**

Физиологические функции фотосинтеза и дыхания — основа сложного комплекса обмена веществ и энергии зеленого растения. Фотосинтез и дыхание — процессы противоположные. При фотосинтезе углекислый газ и вода поглощаются, тогда как во время дыхания они освобождаются. В первом случае  $\text{CO}_2$  и вода являются исходными соединениями для синтеза органических веществ, а во втором — конечными продуктами их распада в процессе дыхания.

Энергетически фотосинтез является процессом, направленным против градиента увеличения энтропии, тогда как процесс дыхания идет по градиенту уменьшения количества свободной энергии и сопровождается увеличением энтропии. Подтверждением этого могут быть такие факты: растения  $\text{C}_4$ -типа более урожайны, так как у них почти отсутствует фотодыхание; полученная депрессия фотосинтеза при повышении температуры у ряда растений обусловлена усилением фотодыхания; для



уменьшения интенсивности дыхания растений в ночное время в теплицах снижают температуру воздуха и т. д.

По мере изучения процессов фотосинтеза и дыхания накапливается все больше экспериментальных данных, которые свидетельствуют о глубокой взаимосвязи между этими процессами. Фотосинтез и дыхание на свету проходят одновременно с взаимно противоположным обменом углекислого газа и воды. Взаимосвязь между фотосинтезом и дыханием видна из приведенных ниже схем (рис. 46, 47).

Поворотным пунктом от фотосинтетического углеродного цикла к циклу ди- и трикарбоновых кислот является фосfogлицериновая кислота (ФГК). При ее интенсивном восстановлении с использованием энергии АТФ и участием НАДФН<sub>2</sub> происходит восстановительное превращение углерода (фотосинтез), а если осуществляется дефосфорилирование ФГК с последующим синтезом пировиноградной кислоты, то может образоваться ацетил-КоА, и превращение углерода будет проходить в цикле ди- и трикарбоновых кислот (дыхание).

Из других промежуточных продуктов фотосинтеза следует отметить фосfogлицериновый альдегид, фосфодигидрооксиацетон, фруктозо-1,6-дифосфат и др. Эти промежуточные продукты фотосинтеза могут быть субстратом для дыхания (А. Моиз). Фиксация и восстановление СО<sub>2</sub> осуществляются в хлоропластах с участием процесса β-карбоксилирования и образования органических кислот и аминокислот, часто одинаковых для фотосинтетического и дыхательного циклов. Кроме того, электроно-транспортная цепь (ЭТЦ) фотосинтеза по своим каталитическим системам идентична ЭТЦ дыхания. В частности, общим для обеих ЭТЦ является участие бензохиноновых соединений коэнзима Q: убихинона — при дыхании и пластохинона — при фотосинтезе.

Дыханию и фотосинтезу присущ общий кофермент никотинамидадениндинуклеотидфосфат — НАДФ. Как известно, он довольно широко распространен в природе и служит коферментом ряда дегидрогеназ, связанных с переносом электрона в процессе дыхания. Доказано также, что это соединение играет значительную роль в процессе фотосинтетического переноса электрона. Кроме дегидрогеназ, к общим для фотосинтеза и дыхания относятся такие ферменты, как киназа ФГК, изомеразы триозофосфата, альдолаза, фосфатаза, транскетолаза, цитохромы (Fe-порфирины), родственные Mg-порфиринам (хлорофиллы). Общей для фотосинтетического и окислительного фосфорилирования является аденозинтрифосфорная кислота — АТФ, имеющая макроэргические связи. АТФ называют универсальной энергетической валютой живой клетки. В процессе дыхания источником электронов служит водород водород дыхательного субстрата. Известно, что весь водород органических веществ генетически

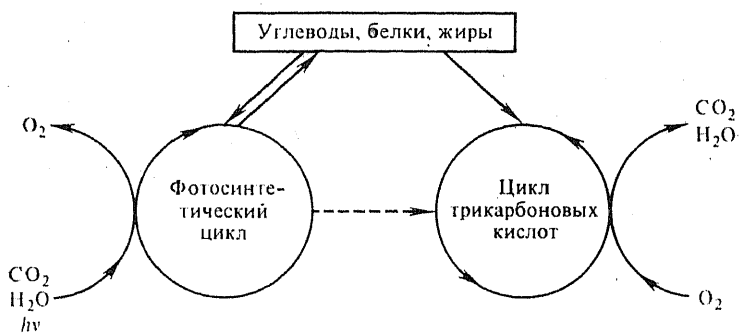


Рис. 46. Связь между фотосинтетическим циклом и циклом трикарбоновых кислот.

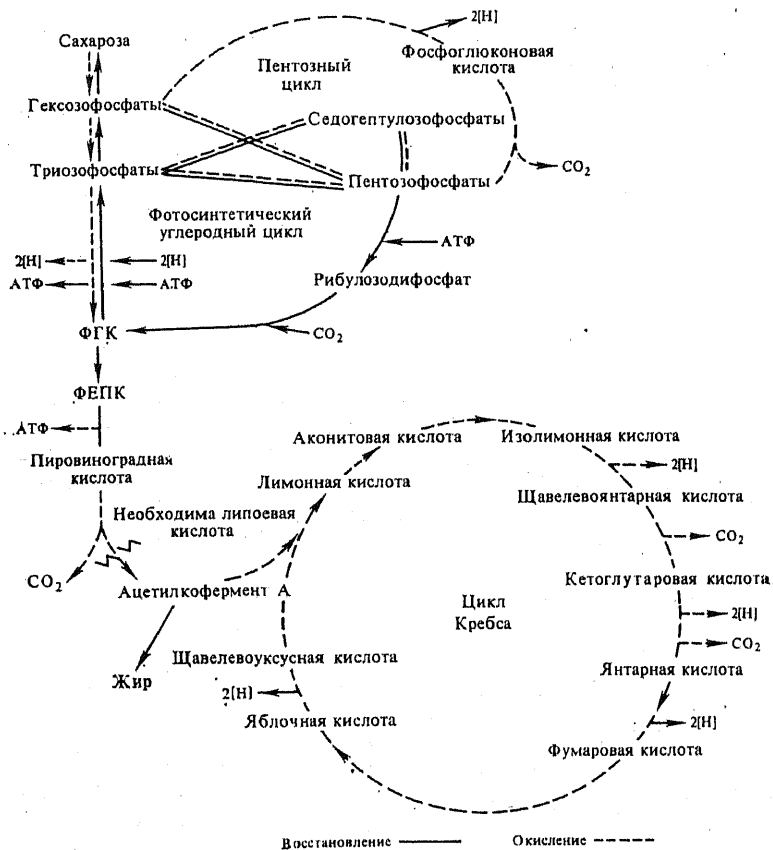


Рис. 47. Зависимость между фотосинтетическим и дыхательным циклами.

связан с водой, поскольку их синтез осуществлялся с участием воды. Следовательно, вода как первоисточник электронов и протонов (водорода) присуща и дыханию, и фотосинтезу, а первоисточником энергии, получаемой электроном, являются кванты света.

Доказано, что электронный поток в хлоропластах и митохондриях связан с синтезом АТФ через электрохимический градиент водорода. О единстве фотосинтеза и дыхания свидетельствуют опыты, в которых было доказано, что более интенсивному фотосинтезу растений соответствует и более активное дыхание, т. е. между фотосинтезом и дыханием существует положительная корреляция. Доказано также, что для обеспечения максимальной продуктивности посева должна происходить адаптация фотосинтетического аппарата к среднему радиационному режиму посева: чем меньше радиации получено листьями, тем меньше должен быть уровень плато их световых кривых (светонасыщения) и тем менее интенсивным должно быть их дыхание. Наоборот, лист, который имеет высокоактивный фотосинтетический аппарат, показателем чего является высокое плато световой кривой фотосинтеза, отличается и более интенсивным дыханием (Ю. К. Росс). Наконец, электронно-микроскопические исследования показали, что иногда в клетке митохондрии плотно располагаются вокруг хлоропластов, что также свидетельствует о возможной контактной взаимосвязи этих энергетических центров клетки.

По данным А. Моиза, промежуточные продукты могут выделяться и диффундировать из хлоропластов в митохондрии и наоборот. При этом обмен продуктов неполного окисления обеспечивает синтез соединений с перестроенными углеродными звеньями, в частности некоторых аминокислот и хлорофилла.

Таким образом, фотосинтез и дыхание ассимилирующих клеток высших растений — это два противоположных процесса, но в зависимости от условий и функций клеток или органов растений они обеспечивают непрерывный биосинтез органических веществ. Основная роль в биосинтезе органических соединений, метаболизме веществ и энергии в зеленом растении принадлежит фотосинтезу.

Фотосинтез и дыхание, их соотношение, в конечном счете определяют урожайность сельскохозяйственных растений.

Соотношение между фотосинтезом и урожаем формулирует известное балансовое уравнение Л. А. Иванова:

$$M + m = fPT - aP_1T_1,$$

где  $M$  — сухая масса всего растения (без азота и золы) за весь вегетационный период;  $m$  — масса опавших за время вегетации частей растения;  $f$  — интенсивность фотосинтеза;  $a$  — интенсивность дыхания;  $P$  — фотосинтезирующая площадь;  $P_1$  — масса растения;  $T$  — длительность фотосинтетической деятельности растения;  $T_1$  — время дыхания.

В этом уравнении достаточно полно отображено соотношение между процессом фотосинтеза и накоплением сухой массы растения.

Фотосинтез, как правило, является фактором, определяющим урожай, а расход органического вещества на дыхание и опадение частей растения раньше учитывался лишь в случае его болезни (В. А. Бриллиант).

Исходя из современных представлений дыхание характеризуется как элемент продукционного процесса растений, показатели которого применяются для оценки эффективности превращения ассимилятов в биомассу растения, взаимоотношения дыхания с фотосинтезом и ростом, с процессами транспорта, распределения и реутилизации веществ, устойчивости растений. Рассмотрим основные из этих показателей.

Суточный прирост биомассы растения  $\Delta W$  (в эквивалентах  $\text{CH}_2\text{O}$ ) описывается уравнениями:

$$\Delta W = P_g - R_t \quad \text{или} \quad \Delta W = P_n - (R_s + R_r),$$

где  $P_g$  — брутто-фотосинтез целого растения (количество поглощенного  $\text{CO}_2$ );  $P_n$  — нетто-фотосинтез надземной части за дневные часы (количество поглощенного  $\text{CO}_2$  без выделенного на дыхание);  $R_t$  — дыхание целого растения за сутки;  $R_r$  — дыхание корней за сутки;  $R_s$  — дыхание надземной части за ночные часы.

В том случае, если расход на дыхание относят к единице биомассы растения, получают удельное дыхание (УД, г  $\text{CH}_2\text{O}$ /г сут). Величина УД для разных видов и условий произрастания колеблется от 0,01 до 0,08 г  $\text{CH}_2\text{O}$ /г сут. У молодых растений первые 1—2 нед жизни  $\text{УД} = 0,2\text{—}0,3$  г  $\text{CH}_2\text{O}$ /г сут.

В эколого-физиологических исследованиях для количественной оценки используют показатель — соотношение фотосинтеза и дыхания:

$$R_t/P_g \quad \text{или} \quad (R_s + R_r)/P_n.$$

Обычно это соотношение составляет 30—60%, что позволяет судить об эффективности продуцирования биомассы разными видами или одним и тем же видом растений в различных условиях произрастания и выявить, насколько сельскохозяйственные культуры и сорта экономно используют ассимиляты на дыхание. При этом в стрессовых условиях фотосинтез подавляется быстрее, чем дыхание (Т. К. Головкин).

Применяют также коэффициент эффективности роста в результате дыхания (КЭР). Эта величина у различных сельскохозяйственных культур варьирует от 0,3 до 0,8.

Установлено, что чем выше указанный коэффициент, тем ниже эффективность превращения субстрата в структурную биомассу. Для оценки выхода биомассы в результате образования ассимилятов в растении служит индекс  $I$ , показывающий, сколь-

ко единиц вегетативной массы синтезируется из единицы углеводов; обычно  $I=0,65-0,85$ .

Установлено также, что чем выше содержание белка и липидов в биомассе и чем больше глюкозы используется для восстановления нитратов, тем ниже эффективность роста (Т. К. Головкин).

Таким образом, разделение дыхания на компоненты позволяет получить информацию не только для понимания физиологической сущности самого процесса, но и для анализа направленности и интенсивности продукционного процесса и конечной продуктивности целого растения.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Какие имеются связи между фотосинтетическим и дыхательным циклами? В чем сходство и различие между процессами фотосинтеза и дыхания?
2. В чем заключается двойственная природа цикла трикарбоновых кислот и каково ее значение в метаболизме?
3. Какова роль фосфора в процессе дыхания?
4. Какая связь между ультраструктурой и функцией митохондрий?
5. Как образуется АТФ при протонном цикле в митохондриальных мембранах?
6. Какой промежуточный продукт дыхания служит исходным веществом для синтеза жирных кислот?
7. Из каких компонентов состоит темновое дыхание растений?

## МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

В процессах минерального питания и фотосинтеза проявляется одна из наиболее ярких особенностей растений — их автотрофность, т. е. способность формировать свои органы и ткани из неорганических веществ. Для нормального роста и развития сельскохозяйственных культур и получения высоких урожаев необходимо обеспечить их элементами минерального питания, недостаток которых в почве восполняют внесением удобрений.

Минеральные вещества являются необходимой составной частью живой материи, хотя занимают лишь 5%. Количество золы в различных частях растения, а также в разных растениях неодинаково (табл. 16).

Как видно из данных таблицы, в состав золы семян входит значительное количество калия (30%) и фосфора (50%), а в стеблях и листьях пшеницы и кукурузы содержится большое количество кремния (40—67%).

Меньше всего золы (около 1%) в древесине (мертвые оболочки клеток), в семенах — 3%, корнях, стеблях — 4—5, листьях — 10—15, древесной коре — около 7%. В листьях картофеля содержится 5—13% золы, свеклы — 11—12, репы — 8—15%.

Содержание золы в растительных тканях зависит от типа и влажности почвы и фазы развития растения. Наибольшее ее количество обнаружено в тканях растений, состоящих преимущественно из живых клеток.

Многочисленными исследованиями установлено, что в состав клеток растений входят все химические элементы, встречающиеся в природе. По данным В. И. Вернадского, в клетках растений найдены редкие и радиоактивные элементы.

Все элементы, входящие в состав растений, можно разделить на три группы.

Макроэлементы составляют от 10 до 0,01%. К ним относятся, кроме распространенных в растениях органоенов (кислород, водород, углерод, азот, фосфор), кремний, калий, кальций, сера, магний, натрий, алюминий.

Микроэлементы обнаруживаются в растениях в количестве от 0,001 до 0,00001%. Это марганец, бор, стронций, медь, цинк, бром, фтор, олово, никель, титан, рубидий, железо, барий, молибден, кобальт, йод, хлор.

16. Состав золы различных сельскохозяйственных растений, % общего количества золы (по Н. А. Максимова).

Орган растения	K <sub>2</sub> O	Na <sub>2</sub> O	CaO	MgO	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	SO <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub>	Cl
Семена:									
пшеница	30,2	0,6	3,5	13,2	0,6	47,9	—	0,7	—
кукуруза	29,8	1,1	2,2	15,5	0,8	45,6	0,8	2,1	0,9
Стебли и листья:									
пшеница	13,6	1,4	5,8	2,5	0,6	4,8	—	67,4	—
кукуруза	27,2	0,8	5,7	11,4	0,8	9,1	—	40,2	—
Клубни и корни:									
картофель	6,6	3,0	2,6	4,9	1,1	16,9	6,5	2,1	3,4
сахарная свекла	53,1	8,9	6,1	7,9	1,1	12,2	4,2	2,3	4,8

Кроме того, в растениях встречаются ультрамикроэлементы ( $10^{-6}$ — $10^{-12}\%$ ), к которым относятся мышьяк, германий, свинец, золото, радий, ртуть, серебро, литий.

Физиологическая роль органогенов общеизвестна. Из этих элементов образуются углеводы, белковые вещества, составляющие основу живой материи. В состав цитоплазмы входят фосфор и сера. Роль металлов в растительном организме длительное время оставалась невыясненной. Еще в середине прошлого столетия считали, что они нужны лишь на начальных этапах роста и развития растений.

В настоящее время физиологическая роль минеральных веществ в растениях хорошо известна. Они непосредственно влияют на обмен веществ и внутреннюю архитектуру клеток, на строение и состояние протопласта. Минеральные вещества проявляют токсическое и антитоксическое действие на живые ткани и органы, выполняют функции катализаторов биохимических реакций, играют роль в изменении тургора и проницаемости цитоплазмы и, наконец, служат основой электрических и радиоактивных явлений в растительных организмах.

Следует отметить, что разделение элементов на макро- и микроэлементы по их содержанию в растениях не признается сейчас достаточно убедительным, поскольку, например, количество относимых к микроэлементам Mn, Fe и Cl в растениях может быть значительным. Поэтому классификация элементов, по-видимому, более целесообразна на основе их биохимической роли и физиологических функций. Например, C, H, O, N, P и S — это основные компоненты органического вещества: K, Mg, Ca, Mn, Cl обладают неспецифическими функциями — участвуют в осмотической регуляции, балансе электронов и проницаемости мембран; Mn активирует киназы, трансферазы, декар-

боксилазы, дегидрогеназы, которые могут активироваться также Mg; Cl и Mn обладают определенными функциями в фотосинтезе; Mn оказывает влияние на Fe; элементы Fe, Cu, Zn, Mo в растениях и почве представлены в форме хелатов, они способны вытеснять друг друга из хелатов в клетках в следующем порядке:  $Cu > Zn > Mo > Fe$ , что может вести к нарушению обмена веществ при избытке одного из этих элементов; Se, Br, I, F, Al, Ni, Cr, Pb, Cd токсичны для растений.

### ДИАГНОСТИКА ПОТРЕБНОСТИ РАСТЕНИЙ В ЭЛЕМЕНТАХ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ И ПИТАТЕЛЬНОЙ ЦЕННОСТИ ПОЧВ

Корневое питание растений — это процесс поглощения и усвоения ими химических элементов из окружающей среды. Чтобы выяснить, какие элементы питания необходимы растениям, их выращивают на специально составленных питательных смесях и наблюдают за их ростом и развитием при различных соотношениях элементов в смесях.

Различают следующие методы искусственных культур: водных, песчаных и почвенных. Метод водных культур впервые был разработан немецкими физиологами Н. Кнопом и Ю. Саксом в 70-х годах XIX в. Стекланный сосуд вместимостью от 1 до 10 л (в зависимости от растительного объекта) наполняют водным раствором питательных веществ, а проростки растений размещают на деревянной или пластмассовой крышке с отверстиями, которой накрывают сосуд.

Питательные смеси могут быть следующего состава:

Гельригеля, г на 1 кг песка		Кнопа, г на 1 л воды		Д. Н. Прянишникова, г на 1 кг песка	
$Ca(NO_3)_2$	0,492	$Ca(NO_3)_2$	1,0	$NH_4NO_3$	0,240
$KH_2PO_4$	0,136	$KH_2PO_4$	0,25	KCl	0,150
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,123	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,25	$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$	0,172
KCl	0,075	$KNO_3$	0,125	$MgSO_4$	0,06
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	0,025	$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	Следы	$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,344
				$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	0,025

В состав питательных смесей входят такие необходимые для растений макроэлементы, как азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера. Исключая из питательной смеси отдельные элементы, установили, что нормальное развитие растений возможно только при наличии в питательном растворе следующих элементов: неметаллов — азота, фосфора, серы и бора; металлов — калия, магния, кальция, железа, меди, цинка, марганца, кобальта, молибдена. Исследованиями установлено значение каждого элемента: нельзя заменять один элемент другим.



Для нормального развития растений необходимы также микро- и ультрамикроэлементы. Микроэлементы содержатся в солях, посуде, применяемой для опытов. При использовании для песчаных и водных культур абсолютно чистых солей к основной смеси прибавляют некоторые микроэлементы, например бор и марганец, или более сложную смесь. Питательные смеси для водных культур имеют определенную буферность, т. е. способность растворов противодействовать изменению реакции среды.

Буферные свойства смесей определяют по наличию основных и кислотных групп. Примером буферности может служить смесь уксусной кислоты  $\text{CH}_3\text{COOH}$  и ацетата натрия  $\text{CH}_3\text{COONa}$ . Эта соль — сильный электролит и полностью диссоциирует, давая много ионов  $\text{CH}_3\text{COO}^-$ . При добавлении к такой буферной смеси сильной кислоты выделяемые ею в большом количестве ионы  $\text{H}^+$  связываются ионами  $\text{CH}_3\text{COO}^-$  и образуют уксусную кислоту, слабо диссоциирующую:  $\text{H}^+ + \text{CH}_3\text{COO}^- \rightleftharpoons \text{CH}_3\text{COOH}$ . При подщелачивании, например при добавлении сильного основания  $\text{NaOH}$ , ионы  $\text{OH}^-$  связываются с ионами  $\text{H}^+$ , образуя воду, которая является слабым электролитом. По мере расходования ионов  $\text{H}^+$  на связывание ионов  $\text{OH}^-$  диссоциируют все новые и новые молекулы  $\text{CH}_3\text{COOH}$ .

Таким образом, кислоты определяют как доноры протонов, а основания — как акцепторы протонов. В результате как при добавлении ионов  $\text{H}^+$ , так и ионов  $\text{OH}^-$  они связываются, и кислотность растворов (рН) практически не меняется.

Чем выше буферность питательной смеси, тем меньше изменяется ее рН при неэквивалентном поглощении ионов корнями растений. В растительном организме важную роль в качестве буферов играют органические кислоты (винная, яблочная, лимонная, щавелевая) и их соли.

Химический анализ даже малоплодородных почв показывает такое содержание зольных элементов, которое могло бы полностью обеспечить потребность растений в минеральных веществах. Однако такой анализ не дает представления об элементах минерального питания, которые сравнительно легко и быстро могут превращаться в соединения, доступные для растений.

Анализ почвенного раствора или водной вытяжки выявляет лишь незначительную часть элементов питания в почве. Для получения более точных результатов применяют вытяжки из почвы, обрабатывая ее 1%-ной соляной или лимонной кислотой или лимоннокислым аммонием различной концентрации. Затем полученные вытяжки анализируют. Это дает возможность получить показатели, более близкие к реальному содержанию элементов питания в почве в доступных для растений формах, однако и они являются приближенными, поскольку корни различных растений обладают разной растворяющей способностью. С помощью этих методов нельзя учесть и результаты деятель-

ности микрофлоры и микрофауны почвы, которые способствуют переводу труднорастворимых форм различных соединений в легкорастворимые и доступные для растений.

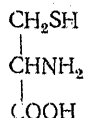
Для определения потребности растений в питательных веществах применяют также вегетационный и полевой методы. В этом случае индикатором плодородия почвы служит само растение. Данные, полученные с помощью вегетационного метода, более близки к истине. Однако этим методом можно определить только, в каких питательных веществах нуждается растение на определенной почве. Для установления доз, а также для выяснения эффективности действия тех или иных форм удобрений следует использовать полевой метод.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

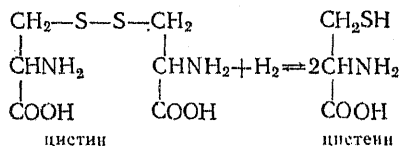
### МАКРОЭЛЕМЕНТЫ

**Неметаллы** поглощаются из почвы корневой системой растений в виде ионов (анионов и катионов). Так, азот может поступать в виде аниона  $\text{NO}_3^-$  и катиона  $\text{NH}_4^+$ , фосфор и сера — в виде анионов фосфорной и серной кислот —  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$ , которые затем образуют сложные соединения с органическими веществами — белками, углеводами и жирами. При этом создаются основные компоненты живого протопласта — нуклеопротеиды, фосфатиды, фосфорные эфиры и другие сложные соединения.

Сера поглощается растением в виде анионов  $\text{SO}_4^{2-}$ . В восстановленной форме она входит в состав белков в виде сульфгидрильной ( $\text{R}-\text{SH}$ ) и дисульфидной ( $\text{R}-\text{S}-\text{S}-\text{R}$ ) групп. Сульфгидрильную группу содержит цистеин— $\alpha$ -амино- $\beta$ -тиопропионовая кислота:

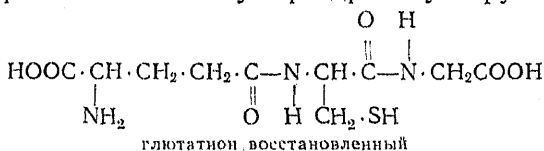


Дисульфидную группу имеет цистин. Аминокислоты цистеин и цистин могут взаимно превращаться:



Такое взаимное превращение непосредственно влияет на окислительно-восстановительный потенциал клеток и вместе с тем является одним из регуляторов действия протеолитических

ферментов. К этой группе аминокислот относится также азотистое органическое содержащее серу соединение — трипептид глутатион, который тоже имеет сульфгидрильную группу:

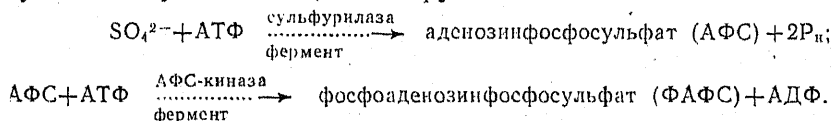


Трипептид глутатион, который состоит из остатков гликокола, цистеина и глутаминовой кислоты, содержится во всех живых клетках, особенно много его в зародышах семян и дрожжевых клетках. Глутатион — сильный восстановитель и подобно цистеину легко окисляется.

Глутатиону принадлежит важная роль в окислительно-восстановительных процессах. Это обуславливается способностью сульфгидрильной группы (R—SH) быстро переходить в окисленную дисульфидную форму (R—S—S—R), что связано с потерей двух атомов водорода и удвоением молекулы, и, наоборот, путем восстановления дисульфида превращаться в начальную форму (R—SH). Менее окисленные соединения серы (например, SO<sub>2</sub> и SH<sub>2</sub>) для растений недоступны, даже токсичны. Доказана способность растений поглощать органические соединения, содержащие серу в восстановленной форме (цистеин, метионин). Сера входит также в состав специфических эфирных масел лука, чеснока (горчичных сульфидов), некоторых гликозидов, изоцианидов и подобных им веществ, характерных для растений из семейства Капустные.

Установлено, что группа SH входит в сложную молекулу коэнзима А, состоящего из остатков пантотеновой кислоты, аденозина, тиюэтаноламина и фосфорной кислоты. При участии молекулы коэнзима в результате биологического окисления фиксируется освобождающаяся энергия, используемая затем в различных синтезах.

Образование и накопление SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> в растениях происходит за счет активного распада белковых соединений при старении листьев или при отсутствии света. Перед включением в органические соединения сера претерпевает изменения в валентности и в своем наименее окисленном состоянии включается в органические соединения. Сульфаты в клетках растения, взаимодействуя с молекулами АТФ, активируются:



В ФАФС сульфат находится в активной форме и может быть восстановлен до сульфита SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>, а затем до сульфида S<sup>2-</sup>, ко-

торый, присоединяя водород, образует сульфгидрильные группы — SH органических соединений ацетилкоэнзима А ( $\text{CH}_3\text{CO} \sim \text{S} - \text{KoA}$ ), глутатиона, цистенна.

Сера участвует в окислительно-восстановительных реакциях в клетках,  $\text{CH}_3\text{CO} \sim \text{S} - \text{KoA}$  — в ключевых реакциях биосинтеза липидов, конденсации небольших мономерных молекул в длинные полимерные цепи.

Фосфор подобно сере воспринимается корнями в виде высшего окисла —  $\text{PO}_4^{3-}$ , а также в виде ионов  $\text{HPO}_4^{2-}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , т. е. солей фосфорной кислоты, и, возможно, ряда ионов полифосфатов. Однако превращения фосфора в растении проще, чем серы, поскольку в сложных белках степень его окисленности такая же, как при поглощении. Поэтому такие соединения можно рассматривать как замещенные фосфорной кислоты.

Органоген фосфор в организмах имеет поливалентную функцию. В растениях он входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеотидов, некоторых витаминов, ферментов, фитина и других биологически важных макромолекул и участвует в превращениях веществ и энергии.

Соединения фосфора в растениях разнообразны по химическому строению и физиологическим функциям. Это прежде всего нуклеотиды АМФ, АДФ, АТФ, которые играют большую роль в процессах фиксации и переноса энергии (фотосинтез, дыхание); соединения коферментной системы — никотинамидадениндинуклеотид (НАД), никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ);  $\text{CH}_3\text{CO} \sim \text{S} - \text{KoA}$ , тиаминпирофосфат, нуклеиновые кислоты и нуклеопротеиды; связанные с РНК полифосфаты, которые быстро расходуются растениями в период их активного роста на синтез белка и нуклеиновых кислот, и, наконец, фосфорные эфиры типа гексофосфатов.

Сложный эфир шестистатного спирта инозита фитин ( $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{44}\text{P}_{10}\text{Ca}_7\text{Mg}$ ) является смесью кальциево-магневых солей инозитфосфорной кислоты. Фитин широко распространен в растениях. В чистом виде это белый аморфный порошок, содержащий 22,8% фосфора. При гидролизе минеральными кислотами расщепляется на инозит и фосфорную кислоту. Фитин получают из обезжиренного конопляного и хлопчатникового жмыха, обработанного серной кислотой.

Источником фосфата для фитина служат концевые фосфорные группы АТФ (6 молей АТФ клетка расходует на синтез 1 моля фитина). В алейроновых зернах семян (в эндосперме или семядолях) откладывается два типа запасных веществ: кристаллоиды белковой природы в матриксе алейронового зерна и фитин в шарообразных включениях — глобоидах. Много фитина содержится в отрубях. Считают, что с синтезом фитина связаны торможение метаболических процессов и переход семени в состояние покоя: конденсация запасаемого фосфора в фи-

тине (в семенах) устраняет избыток АТФ. Фитин содержит также значительное количество ионов  $K^+$  — до трех эквивалентов на 1 моль. При накапливании калиевой соли в алейроновом зерне связывается и удаляется из клетки катион  $K^+$ , что делает его электрохимически неактивным (Д. Б. Вахмистров).

Фосфор в растении может находиться и в форме фосфатидов — веществ липоидного характера, которые по своим химическим и физическим свойствам подобны жирам, но отличаются от них тем, что содержат в молекуле фосфор и азот или только фосфор. К ним относятся лецитин, кефалин. До 50% фосфорной кислоты остается в растении в ионной форме. Фосфорная кислота играет большую роль в превращении углеводов. При окислительном распаде сахаров она образует гексозофосфаты, которые преобразуются далее с участием дыхательных ферментов. Фосфорная кислота является буфером при регуляции обмена углеводов.

Особенно много органических фосфатов в тех частях растений, где происходит энергичная мобилизация запасных веществ. Так, в прорастающих семенах фосфор из связанного состояния переходит в свободное. В растении он превращается главным образом во время роста органов и увеличения массы протопласта. Именно тогда и образуются фосфорсодержащие белки — нуклеопротеиды.

Обычно наблюдается два периода интенсивного усвоения фосфора растениями: первый — 2—3 нед от начала прорастания семени, когда происходит распад органических фосфорсодержащих соединений и освобождается фосфорная кислота; второй — во время созревания плодов и семян. При созревании в семя поступает значительное количество фосфора в виде минеральных фосфатов и фитина и образуются различные органические соединения этого элемента. Наоборот, прорастание семени сопровождается образованием значительного количества фосфатов.

В процессе дыхания и брожения одно из центральных мест принадлежит фосфорной кислоте. Присоединение фосфорной кислоты к молекуле сахара приводит к расщеплению последней до фосфотриозы. При фосфорилировании глюкозы используются фосфорная кислота АТФ и АДФ.

Фосфор — обязательный для растения элемент. Он содержится в цитоплазме, органоидах клетки, входит в состав хромосом, вирусов, некоторых витаминов, ферментов и участвует в образовании белковых веществ. Химическими реакциями, с которыми связаны фосфаты, обусловлена энергетика живой клетки.

Использование радиоактивного фосфора  $^{32}P$  внесло много нового в познание процессов фосфорного обмена, фосфорилирования и дефосфорилирования. Фосфор играет исключительно важную роль в обмене жиров, углеводов, белков, в процессе дыхания, фотосинтеза и т. д. Из минеральных соединений фос-

фора первое место в питании растений занимают кальциевые и калиевые, а также магниевые соли ортофосфорной кислоты ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ ). Соли пирогосфорной и метафосфорной кислот подвергаются в растениях ферментативному гидролизу и превращаются в соли ортофосфорной кислоты. Доказано, что инозитфосфорная кислота  $\text{C}_6\text{H}_6(\text{H}_3\text{PO}_4)_6$  также доступна для растений. В растениях фосфор частично содержится в органических соединениях и тканях в виде солей кальция, калия, магния.

Большое значение для растений фосфор имеет в начале их вегетации, так как ускоряет рост, и в частности корневой системы, способствует лучшему усвоению питательных веществ, поглощению влаги.

На первом этапе жизни растений образуется большая масса цитоплазмы, необходимой составной частью которой является фосфор. При достаточном фосфорном питании значительно ускоряется образование растениями репродуктивных органов. Регулируя поступление фосфора в растение, можно существенно изменить соотношение между зерном и соломой в урожае. Внешнее фосфорное голодание проявляется в скручивании листьев с краев, образовании фиолетовых и красноватых пятен на них и отмирании тканей в пораженных местах. При сильном фосфорном голодании приостанавливается рост стеблей и листьев, семена не образуются.

В качестве фосфорного удобрения в основном применяют соли ортофосфорной кислоты — суперфосфат  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$  и др. Перспективными фосфорными удобрениями являются высококонцентрированные фосфаты — полифосфаты. Высокая эффективность последних по сравнению с ортофосфатами объясняется более быстрым и полным поглощением фосфора из них и специфическим действием полифосфатных радикалов на общий метаболизм в растениях. Полифосфаты как макроэргические соединения способствуют повышению энергетического потенциала растения. Адсорбируясь на поверхности корней, они по мере гидролиза высвобождают энергию пирогосфатных связей, способствуют быстрому поглощению фосфат-иона и образованию АМФ, АДФ, АТФ и других фосфорорганических соединений.

Хлор — один из постоянных компонентов тканей растений и животных. Содержание его в растениях от тысячных долей процента до целых процентов. Много хлора в галофитах.

Хлор участвует в энергетическом обмене у растений, активируя как окислительное фосфорилирование, так и фотофосфорилирование. Он необходим для активации и выделения кислорода в процессе фотосинтеза изолированными хлоропластами. Хлор положительно влияет на поглощение кислорода корнями. Для роста и развития растений достаточны весьма малые концентрации этого элемента.

**Кремний.** Содержание кремния в организмах неодинаково. По этому признаку В. И. Вернадский разделил живые существа на три категории: первая — так называемые кремнеорганизмы, в которых более 10% кремния (диатомовые водоросли и силикофлагеллаты и низшие животные — фораминиферы, радиолярии, кремневые губки, солнечники); вторая группа живых существ имеет не менее 1—2% данного элемента (хвощи, мхи, папоротники); третья — это обычные организмы, содержащие 0,1—0,001% кремния.

В. И. Вернадский писал, что никакой живой организм не может существовать без кремния. В отдаленную эпоху кремний, по-видимому, был одним из главных элементов, и на Земле господствовали организмы с кремниевым, а не кальциевым скелетом, в то время в Мировом океане кальция было очень мало. В процессе биогеохимической эволюции Земли гидросфера пополнилась кальцием, который и вытеснил кремний из живой материи, и на последней ступени эволюционного развития у высших животных и растений уже преобладают кальций и углерод.

В земной коре соотношение (по массе) кремний:углерод равно 276:1, в гумусовой почве — 15:1.

У диатомовых водорослей кремний выполняет защитную функцию, образуя кремниевый панцирь, он необходим в процессе размножения и для синтеза ДНК; ортокремниевая кислота усиливает синтез аминокислот и белков, регулирует дыхание и синтез хлорофилла.

Многие сельскохозяйственные растения (пшеница, овес, сахарная свекла, рис) и древесные породы интенсивно поглощают кремний из почвы. Он придает прочность стеблям и обеспечивает важнейшие защитные функции. В растениях найдены особые ферменты — силиказы, способствующие превращению неорганических соединений кремния в органические.

В последнее время открыты кремнийорганические соединения — арилсилатроны и бактерии, синтезирующие из минеральных соединений кремния его органические производные, среди них обнаружены такие, которые способны в своем организме замещать фосфор кремнием (М. Г. Воронков).

**Металлы** — калий, кальций, магний, натрий, железо — поглощаются растениями в виде катионов:  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ . Они влияют на состояние коллоидов цитоплазмы и являются регуляторами жизненных процессов, происходящих в растении, стимулируя одни и задерживая другие. Кроме того, некоторые металлоорганические соединения содержатся в клетках важнейших органов растений. Например, в семенах много магния, он входит в состав хлорофилла, а железо и медь — в состав ферментов.

Катионы играют важную роль в жизни растений. Установлено, что катионы, введенные в коллоидный раствор, изменяют электрическое равновесие, увеличивают или уменьшают заряд коллоидных частиц, что приводит к изменению устойчивости коллоидного раствора цитоплазмы, с состоянием которого тесно связаны процессы жизнедеятельности клетки. В клетках растительного организма постоянно происходит переход зольей в коацерваты и гели. Катионы создают термодинамические градиенты на мембранах цитоплазмы и участвуют в работе мембранных насосов.

Таким образом, наличие в клетке электролитов — один из важнейших факторов регулирования процессов коацервации. Действие ионов на коллоиды зависит от их электрического заряда и специфических свойств. Поэтому для сложного комплекса коллоидно-химических явлений, происходящих в клетке, необходим и сложный комплекс имеющихся в ней анионов и катионов. Так, ион кальция влияет на изменение изоэлектрической точки клеточных коллоидов: при введении в питательный раствор солей кальция появляется положительный антагонизм по отношению к другим катионам. В связи с этим ликвидируется вредное действие магния и натрия на растение, т. е. восстанавливается физиологическая уравновешенность раствора. Влияние электрического заряда, свойственного катионам, сказывается на состоянии биокolloидов цитоплазмы: гидратации, изменении ее вязкости.

Калий связан с жизнедеятельностью протопласта. В растениях он содержится в форме солей и их ионов ( $KCl$ ,  $KHCO_3$ ,  $K_2HPO_4$ ). Особенно много калия в молодых органах — меристемах почек, молодых листьях, живых тканях коры и др. В их золе калий составляет более 50% общего количества зольных элементов. Наоборот, в старых органах калия мало: он передвигается оттуда в молодые с большим количеством протопласта части растений. В золе низших бесхлорофилльных растений содержание калия достигает 60%. Много калия обнаружено в органах, богатых углеводами, например в корнях сахарной свеклы, клубнях картофеля, крахмалистых семенах. Значительная потребность в этом элементе наблюдается у растений, образующих большие запасы углеводов. Есть основание считать, что калий участвует в их превращении. На это указывает повышенное содержание его в клетках палисадной ткани, где происходит первичный синтез углеводов. Благодаря относительно небольшой энергии гидратации ионов калий играет значительную роль в обводненности клеток. Калий повышает активность ферментов амилазы и  $\beta$ -фруктофуранозидазы (сахаразы), воздействующих на углеводы, усиливает действие протеолитических ферментов, активирует гидролитическую и синтетическую деятельность этих



ферментов. Он активизирует более 20 ферментов, участвующих в реакциях синтеза и гидролиза АТФ.

Согласно последним исследованиям, ионы калия занимают определенное место в боковых цепях крупных молекул белковых веществ. Экспериментально доказано, что содержащийся в растении калий по форме связи может быть разделен на две части: одна находится в лабильной связи с коллоидами — адсорбированный калий, другая образует прочные связи химической природы, и такого калия в клетках содержится 50%. Свойство калия образовывать лабильные связи с белком и легко переходить в ионную форму важно для обмена веществ. У растений, обеспеченных этим элементом, интенсивно протекает фотосинтез.

Калий способствует конверсии солнечной энергии в АТФ, участвует в переносе энергии в клетке и синтезе высокомолекулярных соединений (белков, полисахаридов), что способствует повышению эффективности фотосинтеза. Ускорение потока энергии происходит благодаря активации калием ферментативных реакций, которые катализируют перенос богатых энергией фосфорных связей. Он непосредственно влияет на синтез, обмен аминокислот и полимеризацию более высокомолекулярных соединений (белков, нуклеиновых кислот и нуклеотидов). Относительно высокая внутриклеточная концентрация ионов калия необходима по крайней мере для двух процессов, имеющих жизненно важное значение для клетки: для синтеза белка рибосомами и для гликолиза, при котором ионы калия служат активаторами пируваткиназы (А. Ленинджер).

Исследованиями установлена прямая корреляционная зависимость между содержанием калия и накоплением в листьях кукурузы связанных аминокислот. При достаточном обеспечении растений кукурузы этим элементом (особенно в репродуктивный период) наблюдается снижение содержания в зерне спирторастворимой фракции белка (зеина) и накопление белков других фракций, проламинов, содержащих аминокислоту лизин.

Исследованиями Д. Б. Вахмистрова и других показано, что калий в растительной клетке в большинстве случаев находится в движении: либо накачивается в клетку, либо выкачивается из нее против своего термодинамического градиента; предполагается, что фермент калийзависимая АТФ-аза является, по существу, мембранным ионным насосом клетки.

Калий может повторно использоваться в растении. В молодых растущих листьях его очень много, а в опадающих, наоборот, мало. Калий, который был необходим в процессах, связанных с ростом молодых клеток, становится лишним в стареющих клетках и может снова использоваться в молодых частях растений.

Калий радиоактивен, хотя радиоактивность его очень слабая. Радиоактивные свойства калия были открыты еще в 1907 г. Он имеет три изотопа:  $^{39}\text{K}$ ,  $^{40}\text{K}$ ,  $^{41}\text{K}$ , из которых радиоактивен только  $^{40}\text{K}$ , содержание его в изотопной смеси калия составляет 0,012%. Калий обладает способностью к излучению, подобно урану и радю он действует на фотографическую пластинку. Интенсивность  $\beta$ -излучений калия равна 0,001 аналогичного излучения урана. Однако вопрос о физиологической роли радиоактивности калия изучен мало. Известно, что при исключении калия из питательной смеси не образуется тилакоидов и гранальных структур в хлоропластах, приостанавливается рост растений, и они погибают. При резкой недостаточности калия на пластинках листьев с краев появляются бурые пятна — характерный признак калийного голодания растений. Из всех катионов калий необходим растению в наибольших количествах, и внесение его в почву значительно увеличивает урожай. Под влиянием усиленного калийного питания возрастает морозостойкость растений, что объясняется повышением содержания углеводов в клетках и увеличением вследствие этого осмотического давления. Все изложенное свидетельствует о важной роли калия в жизни растений.

Натрий находится в растениях в значительном количестве. Его много в растениях-галофитах, которые растут на засоленных почвах. Внесенный в небольшом количестве в почву натрий может вытеснять из почвенного поглощающего комплекса калий и другие необходимые элементы и тем самым делать их более доступными для растений. Опыты с применением солей натрия под сахарную свеклу показали, что между внесенным  $\text{NaCl}$  и катионами в почвенном комплексе происходит обмен; под действием небольшого количества  $\text{NaCl}$  урожайность сахарной свеклы увеличивается и сахаристость ее возрастает на 0,5—1%. В морских водорослях калия значительно больше, чем натрия, хотя в морской воде натрия очень много, а калия — лишь следы. В этом случае наблюдается явление избирательного поглощения.

При выращивании растений, чувствительных к высоким концентрациям натрия (например, бобовых), на засоленных почвах наблюдается накопление натрия в корнях и стеблях. Очевидно, имеется защитный механизм, предотвращающий проникновение натрия в растение. Существует мнение, что у галофитов и других растений, устойчивых к высоким концентрациям натрия, имеются ферменты, которые наиболее активны при совместном кофакторном действии натрия и калия, например АТФ-азная активность у сахарной свеклы. Высказывается также такое предположение: содержание большого количества натрия и калия в хлоропластах *Beta vulgaris* связано с тем, что натрий подобно калию может выполнять роль кофактора в процессах

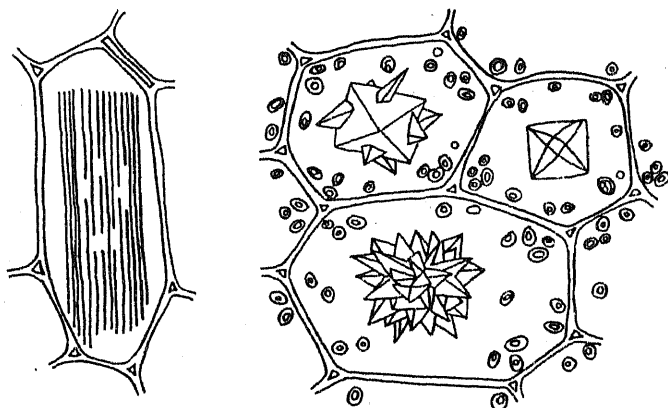


Рис. 48. Клетки с кристаллами оксалата кальция.

фотофосфорилирования. Неспецифическое действие натрия проявляется в том, что он, как и калий, влияет на осмотическое давление, т. е. в повышении осмотического давления оба эти элемента взаимозаменяемы. Предполагается существование в растительных клетках мембранной  $\text{Na, K-ATP-азы}$  и участие натрия в работе ионных насосов.

Магний необходим для высших и низших растений. Много его в молодых органах. В золе семян содержится 10—15%  $\text{MgO}$ . Он входит в состав металлоорганических соединений, таких, как хлорофилл и фитин. Магний является также составной частью кальций-магний-пектина. Значительное количество его концентрируется в семенах. Он необходим и для бесхлорофилльных организмов. Растения могут реутилизировать магний, хотя и в меньшей мере, чем калий. Он играет существенную роль в обмене веществ клетки, активирует деятельность ферментов киназ, отщепляющих фосфорную кислоту от АТФ, образуя фосфорные эфиры. Значительное количество магния содержится в рибосомах, которые при недостатке его распадаются на субъединицы, что сопровождается уменьшением их биологической активности.

Внешние признаки недостатка магния в растениях заключаются в появлении между жилками листьев светло-зеленых или белых пятен от середины к краям.

Кальций содержится в растениях в различных количествах. Для грибов и бактерий он является микроэлементом. Особенно много его в коре деревьев, в старых листьях и др.

Во всех тканях растений можно найти кристаллы, друзы, рафиды оксалата кальция (рис. 48). Эти кристаллические образования не растворяются в клеточном соке. Однако небольшое количество кальция необходимо для роста молодых тканей; при

исключении его из питательного раствора в водных культурах наблюдается резкое угнетение корневой системы. Кальций в соединении с пектиновыми веществами составляет основу срединных пластинок, склеивающих стенки отдельных клеток. Он играет большую роль в сохранении целостности протоплазматических мембран. При недостатке кальция в питательном субстрате наблюдаются резкие изменения и нарушения ультраструктуры мембран органоидов клетки.

Очевидно, ионы кальция играют большую роль в структуре липидного слоя мембран, так как сильно взаимодействуют с фосфатными группами фосфолипидов. Отсутствие его уменьшает связь между молекулами липида. При изучении действия кальциевой недостаточности на клеточную оболочку было установлено существенное изменение ее химического состава и ультраструктуры. При кальциевом голодании наблюдается уменьшение содержания пектиновых веществ. Кальций цитоплазмы является антагонистом по отношению к другим катионам, в том числе к водороду. Недостаток кальция в питательной смеси можно обнаружить по ослизнению корневой системы растений.

Как считают некоторые авторы, значение кальция для высших растений связано с регенерацией белков. При построении скелета аминокислот выделяется щавелевая кислота, которая является достаточно сильным ядом для цитоплазмы клеток; кальций нейтрализует щавелевую кислоту и переводит ее в нерастворимое состояние, т. е. в безвредные для растений соединения (оксалаты). Важная роль кальция определяется и влиянием его на состояние биокolloидов, степень их гидратации, вязкость и, следовательно, проницаемость цитоплазмы.

Внешне недостаток кальция в растении проявляется в пожелтении листьев, появлении на них буроватых пятен. Однако это редкое явление, поскольку в почвах содержится большое его количество. На усвоение растением кальция влияет реакция питательного раствора. Установлено, что оно минимальное при реакции раствора, соответствующей изоэлектрической точке клеточных коллоидов.

Концентрация ионов кальция ( $\text{Ca}^{2+}$ ) в цитоплазме и хлоропластах очень низка (около 1 мкМ). Патологические процессы, связанные с децентрализацией  $\text{Ca}^{2+}$  в отдельных органах растения (листья, плоды, клубни), обусловлены не нарушением механизмов поглощения ионов кальция, а ограниченным их перераспределением. Ионы кальция передвигаются в основном по ксилеме и очень слабо по флоэме. Нарушения, вызываемые недостатком  $\text{Ca}^{2+}$ , могут зависеть от таких факторов, индуцирующих их перераспределение, как влажность, корневое давление, активность фитогормонов.

В последние годы получен ряд экспериментальных данных, свидетельствующих о поливалентной функции ионов кальция в

растении. Изотопные исследования с помощью  $^{45}\text{Ca}$  на низших и высших растениях установили потоки  $^{45}\text{Ca}$  через клеточную стенку, плазмалемму и тонопласт клеток водорослей и кортикальных (коровых) клеток корня. Наличие электрохимических градиентов свидетельствует об активном транспорте ионов кальция из цитоплазмы в среду и вакуоль. Обнаружены изменения концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в цитоплазме во время потенциала действия (ПД), т. е. при быстром возникновении активных биоэлектрических импульсов.

Изменение концентрации ионов кальция в цитоплазме оказывает влияние на метаболизм органелл и регулирует активность ключевых ферментов клеточного метаболизма: НАД-киназы в хлоропластах, экзогенной НАДН-дегидрогеназы в митохондриях и внутримитохондриальной глутаматдегидрогеназы. Выявлено существование Са-АТФ-азы на плазмалемме и Са/H-переносчика на тонопласте.

Открыт особый низкомолекулярный белок, содержащий Са, — кальмодулин. Он состоит из остатков 148 аминокислот и связывает четыре иона кальция, играет большую роль в регуляции активности ряда ферментов.

Установлено, что гравитационные реакции растений включают накачивание вакуолярного  $\text{Ca}^{2+}$  в апопласт с последующей его миграцией по градиенту электрического потенциала, который развивается в апопласте после стимуляции силой тяжести.

В ксилеме транспорт  $\text{Ca}^{2+}$  осуществляется путем массового потока свободных ионов кальция, а также в виде комплексов  $\text{Ca}^{2+}$  с органическими кислотами (ионы кальция сильно взаимодействуют с карбоксильными группами пектиновых кислот) и хроматографического движения вдоль ионообменных центров стенок ксилемы.

Показана роль  $\text{Ca}^{2+}$  как регулятора процессов созревания плодов и последующего их хранения. Поддержание относительно высокой концентрации ионов кальция в тканях плодов уменьшает скорость созревания, наблюдаемую по уменьшению интенсивности дыхания, снижению синтеза  $\text{CH}_2=\text{CH}_2$  и меньшему размягчению плодовой мякоти. Так, опрыскивание деревьев груши в период плодоношения растворами солей  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  и  $\text{CaCl}_2$  слабой концентрации вызывало замедление созревания и обеспечивало более длительную сохраняемость плодов. Старение других тканей (листья и цветки) также тормозится введением  $\text{Ca}^{2+}$ .

Таким образом, физиологическая роль ионов кальция в растении заключается во внутриклеточной регуляции, поддержании мембранной структуры (фазовые переходы липидов, ионная проницаемость), полимерной организации клеточных стенок, регулировании старения растений и созревания плодов.

## МИКРОЭЛЕМЕНТЫ

Для растений, а также для животных и микроорганизмов, кроме обычных элементов питания, давно известных в агрономической науке и практике (органогенов и неорганогенов), необходимы и другие химические элементы, содержащиеся в тканях растений в чрезвычайно малых количествах и вместе с тем отличающиеся высокой биологической активностью, — микроэлементы. Они имеются в почве, воде, горных породах, в растениях и почвенных микроорганизмах.

Наличие микроэлементов в почве в усвояемой для растений форме — необходимое условие выращивания высоких урожаев сельскохозяйственных культур. Микроэлементы входят в состав ферментов, витаминов и гормонов и, таким образом, участвуют в регуляции биохимических процессов, происходящих в растительных и животных организмах. Почвы содержат неодинаковое количество микроэлементов: нормальное, избыточное и недостаточное. Это зависит от состава материнских пород, растительности, степени окультуренности почв и поступления микроэлементов извне в виде различных органических и минеральных удобрений, осадков.

Известно, что в кислых почвах, образовавшихся на кислых породах, особенно легкого механического состава, мало кобальта и меди. Почвы же, которые сформировались на основных породах, содержат много этих элементов. Микроэлементы в почве могут быть в разных формах: часть их входит в состав почвенных минералов, другие находятся в поглощенном состоянии на поверхности почвенных коллоидов, при этом могут участвовать в обменных реакциях и частично закрепляться на поверхности коллоидных частиц в виде сложных органических и неорганических соединений.

Исключительно важную роль играет биологическое поглощение и закрепление микроэлементов в растениях и микроорганизмах, которые, используя их для жизненно важных биохимических процессов, влияют на динамику разных форм микроэлементов в почве. Особенно это касается легкоподвижных соединений, растворяющихся в воде, слабых кислотах. Водорастворимых форм микроэлементов содержится от 1 до 10% их общего количества в почве. Из водорастворимых соединений микроэлементы могут легко переходить в обменные формы, а также поглощаться растениями и микроорганизмами. В свою очередь, запас водорастворимых соединений микроэлементов в почвах непрерывно пополняется в процессе разрушения почвенных минералов, а также при минерализации органических веществ, удобрений и микроорганизмов.

Процессы синтеза и минерализация почвенного перегноя, осуществляющиеся с помощью микроорганизмов, в значитель-

17. Содержание микроэлементов в растениях (по Я. В. Пейве), мг на 100 г абсолютно сухого вещества

Растение	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Co*
Озимая пшеница (зерно)	4,0	3,4	0,72	1,82	1,035	7,9
Яровая » »	5,8	4,9	0,75	2,21	0,035	8,1
Картофель (клубни)	7,7	0,73	0,73	1,01	0,052	8,8

\* Содержание Co дано в мкг.

ной мере определяют биодинамику и содержание микроэлементов в почве и влияют на использование их растениями. Так, медь, марганец и кобальт вступают в соединения с органическими веществами почвы.

Количество микроэлементов, поступающее в растение, неодинаково. Оно зависит от вида растений, почвенно-климатических условий, комплекса агротехнических мероприятий. Как видно из данных таблицы 17, клубни картофеля содержат незначительное количество марганца и цинка, в то время как в семенах яровой и озимой пшеницы они находятся в значительно большем количестве.

Микроэлементы имеют существенное значение для биохимических процессов, которые осуществляются в клетках растений и микроорганизмов. Они участвуют в окислительно-восстановительных процессах, входят в состав ферментов, витаминов, являются компонентами определенных энзиматических систем. Некоторые из них влияют на синтез белков и углеводов и входят в состав комплексных органо-минеральных соединений.

Биохимические исследования последних лет показали, что роль элементов минерального питания растений, и особенно микро- и ультрамикроэлементов, определяется тем, что они входят в состав органических соединений, играющих важную роль в обмене веществ — хелатов. Это — органические внутрикомплексные соединения циклического строения, содержащие в своей молекуле ион какого-либо металла, который непосредственно участвует в образовании кольца. Развитие учения о хелатах значительно расширяет наши представления о физиологической роли элементов минерального питания, и в частности металлов. Образование хелатов обеспечивает передвижение металлов по сосудам растений, перенос электронов между каталитически активными белками и т. д.

Микроэлементы обуславливают поступление анионов и катионов в растения, влияют на плодоношение растений, способствуют процессам оплодотворения, повышают урожайность семян. Они также улучшают качество продукции сельскохозяйственных растений: увеличивают номерность волокна льна,

конопли, повышают содержание сахаров в корнях сахарной свеклы, посевные свойства семян бобовых и других культур. При наличии микроэлементов в питательной смеси растения лучше используют высокие дозы минеральных удобрений.

Наряду с внесением микроудобрений в почву применяют некорневую подкормку сельскохозяйственных растений растворами солей микроэлементов. Особенно перспективен этот прием при возделывании плодовых и ягодных культур.

Применяют много форм и видов микроудобрений: медные, марганцевые, борные, а также комбинированные, например марганцевый суперфосфат и др.

Ниже приводится характеристика физиологической роли отдельных микроэлементов.

**Бор.** Физиологическая роль бора в жизни растений довольно разнообразна. Он необходим для нормального роста и развития многих сельскохозяйственных растений. При недостатке этого микроэлемента сахарная свекла поражается гнилью сердечка, листья растений становятся этиолированными. Выяснено также, что злакам и вообще однодольным растениям бор менее необходим, чем двудольным. Эффективность его особенно проявляется при анаэробных процессах в почве. Он способствует усилению аэробных окислительных процессов, участвует в биосинтезе нуклеиновых кислот.

Исследования М. Я. Школьника показали, что при внесении перекиси водорода в питательный раствор без бора у льна не наблюдалось отмирание точки роста. Это объясняется тем, что бор со спиртами, оксикислотами, сахарами и другими органическими соединениями может давать органические перекиси, которые в анаэробных условиях снабжают корни растений кислородом. Внесение бора на темно-коричневых почвах способствует развитию нитрифицирующих бактерий, повышает количество аэробов (в 5 раз), снижает количество денитрификаторов (в 2 раза) и маслянокислых бактерий (в 10 раз).

Бор образует комплексы с такими органическими соединениями, как *d*-фруктоза, *d*-галактоза,  $\alpha$  и *d*-глюкоза, глицерин, *d*-маннит, салициловая кислота и др. С бором связывают образование клеточных структур, и в частности оболочки клетки. Значительная часть его содержится в клеточных стенках и не может быть выделена иначе, как в виде комплекса. Поскольку молодые клеточные стенки содержат главным образом пектиновые вещества, то, очевидно, бор образует с ними соединения.

Одним из компонентов пектиновых веществ является метиловый спирт —  $\text{CH}_3\text{OH}$ , легко взаимодействующий с борной кислотой. Бор повышает активность фермента пектазы, с помощью которой от пектина отщепляется метиловый спирт и пектин превращается в пектиновую кислоту.



Работы В. В. Церлинг показали, что бор влияет на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Для формирования нормальной фертильной пыльцы растению необходим бор. При изучении этого вопроса возникли новые взгляды на механизм действия бора на прорастание пыльцы. Считают, что в пыльце содержится флавоновый гликозид, задерживающий прорастание. На рыльце, куда попадает пыльца, имеются сахар, борная кислота, а также фермент, который расщепляет флавоновый гликозид, задерживающий прорастание пыльцы; продукт расщепления — флавоновое соединение изорамнетин — образует с борной кислотой комплексное соединение, положительно влияющее на рост пыльцевой трубки. Многочисленными исследованиями установлено, что при борном голодании наблюдаются нарушения углеводного и белкового обменов. В растениях накапливаются сахара и аммиачный азот. Такие явления, как опадание завязи у лимонов, хлопчатника, люцерны, яблони и других растений, можно предупредить внесением борных удобрений.

Обнаружено, что при повышенной температуре воздуха бор положительно влияет на перемещение ассимилятов. При внесении бора у растений восстанавливается поступление углеводов в плоды. Во всех случаях, когда нужно вызвать приток углеводов к репродуктивным органам, внесение борных удобрений дает положительный эффект.

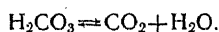
Уникальная физиологическая роль бора заключается в участии его в фенольном обмене. У остро нуждающихся в боре двудольных растений при отсутствии его происходит накопление фенолов и ауксинов, которое сопровождается отмиранием конуса нарастания; у однодольных растений такого явления не наблюдается. Установлено, что репродуктивные органы менее, чем вегетативные, устойчивы к высоким концентрациям ауксинов и фенолов, а также к содержанию в цветках большого количества фенольных ингибиторов, доказано участие бора в их обезвреживании. Таким образом, у двудольных растений при недостатке бора постепенно нарушается ход физиологических процессов: вначале происходит накопление фенолов и ауксинов, что приводит к нарушениям в обмене веществ, в том числе нуклеиновом обмене, в биосинтезе белка, делении клеток и появлению тератологических (уродливых) изменений в зачаточных листочках конуса нарастания и т. д.; позднее происходит побурение тканей вследствие усиленного проникновения в цитоплазму полифенолов, взаимодействия их с полифенолоксидазой и образования окисленных токсических фенольных соединений типа хинонов, которые и вызывают отравление тканей конуса нарастания (М. Я. Школьник).

Растениям бор необходим в очень малых количествах. В общей массе урожая зерновых (пшеница, рожь, ячмень, овес)

содержание его составляет 7—10 мг на 1 кг сухого вещества растения. Бобовые, лен, картофель, сахарная свекла, кормовые корнеплоды содержат бора в 2—4 раза больше, чем зерновые культуры. Растения выносят с урожаем с каждого гектара лишь несколько десятков граммов этого элемента. Но в ряде случаев, когда в почве содержится незначительное количество бора в доступной для растений форме, приходится вносить его в почву в виде борных удобрений. Для этого можно использовать борную кислоту ( $H_3BO_3$ ), буру, бормагнийевый сульфат, мелкомолотые бороносные породы, а также гидроборациты, красную бороносную глину, ашаритовые породы. Используют борный суперфосфат с добавкой 5% буры, борный силикат — датолит.

Таким образом, внесенный в почву вместе с другими питательными веществами бор вызывает более интенсивный обмен веществ в растительном организме и этим способствует быстрому созреванию семян, оказывает положительное влияние на увеличение урожайности. О влиянии бора на массу 1000 семян люцерны свидетельствуют следующие данные (по С. И. Лебедеву): при внесении NPK она составляет 790 мг, NPKB — 1138 мг.

Цинк в количестве 0,31—0,34% входит в состав дыхательного фермента карбоангидразы, катализирующего обратимую реакцию:

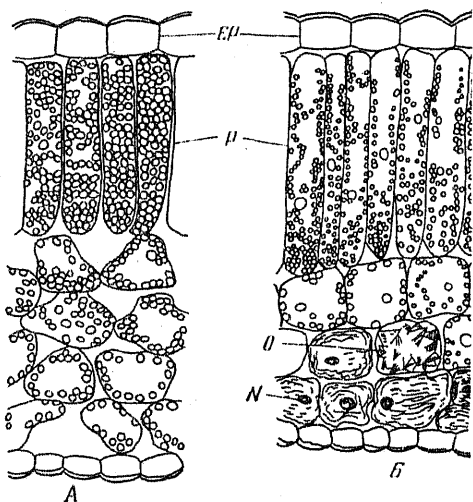


Открытие карбоангидразы в хлоропластах свидетельствует о важной роли этого фермента для ассимиляции и выделения углекислого газа растениями. К цинксодержащим ферментам относятся также алкогольдегидрогеназа, глутаматдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа и карбоксипептидаза. Доказано, что при недостатке цинка резко снижается образование триптофана из индола и серина, чего не наблюдается при недостатке марганца и железа. Это свидетельствует о том, что образование триптофана катализируется в присутствии цинка. Накапливается все больше фактов, которые подтверждают каталитическое действие цинка на окислительно-восстановительные процессы в клетках (рис. 49).

Установлено, что цинк и марганец входят в состав хлоропластов. В гранах цинк вместе с другими элементами (возможно, хлором) участвует в фотохимическом расщеплении воды. Он играет специфическую роль в углеводном обмене. Исследования с *Aspergillus niger* показали, что цинк положительно влияет на рост мицелия. На почвах, содержащих мало этого микроэлемента, наблюдается специфическое заболевание цитрусовых и тунговых деревьев. Цинк — достаточно сильный катализатор вегетативных процессов. Если в субстрате он содержит-

Рис. 49. Изменения в тканях листа томата при недостатке цинка:

А — поперечный срез контрольного растения; Б — срез листа хлорозного карликового растения, выросшего в растворе без цинка; О — кристаллы оксалата кальция; N — отмершие клетки; EP — эпидермис; P — палисадная паренхима.



ся в избыточном количестве, то угнетается процесс плодоношения.

Таким образом, цинк является активатором ферментов, способствует фотосинтезу, обмену белков и влияет на образование стимуляторов роста (ауксинов); при недостатке его задерживается использование углеводов

для образования кислот. Дефицит цинка приводит к угнетению роста стебля, сближению междоузлий и во многих случаях, особенно у плодовых деревьев, к мелколистности. Важнейшей физиологической особенностью роли цинка является коррелятивная зависимость между низким уровнем эндогенных гибберелиноподобных веществ и содержанием этого элемента в клетках и тканях.

Цинк вносят в почву в форме сернокислого цинка ( $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ) в количестве 6—10 кг на 1 га, при некорневой подкормке эту соль применяют в концентрации 0,1—0,2 г/л, а при намачивании семян — 0,2—0,3 г/л.

Медь — необходимый элемент питания растений, без которого невозможно их нормальное развитие. Она является компонентом ряда оксидаз, полифенолоксидазы, лакказы (окислительный фермент, полученный из японского лакового дерева *Rhus vernicifera*, сок которого на воздухе чернеет; этот фермент также обнаружен в *Medicago sativa*) и аскорбиноксидазы, которая содержит 0,15—0,25% меди. Установлено стимулирующее влияние меди на биосинтез хлорофилла и антоцианов. Без нее активность полифенолоксидазы очень низкая. При дефиците меди на листьях растений появляются белые пятна, приостанавливается рост, у зерновых культур при ее недостатке слабо развивается колос.

Как показали исследования, медь активирует витамины группы В, влияет на углеводный и белковый обмены, проявляет защитное действие против распада хлорофилла, способствует синтезу белков и этим создает лучшие условия для устойчивости хлорофилла. Наличие меди в растениях повышает устойчивость

их к грибным болезням. Недостаток ее вызывает хлороз листьев, потерю тургора и увядание.

Особенно хорошие результаты от внесения меди получают на торфяных почвах, на которых возделывание сельскохозяйственных растений без этого элемента невозможно, и на песчаных дерново-подзолистых почвах. В качестве удобрений используют пиритные огарки, отходы при производстве меди в виде сульфата меди.

Марганец. Еще опыты И. В. Мичурина с миндалем показали, что этот микроэлемент является важным фактором направленных изменений химизма растений. При внесении в почву под сеянец миндаля (сорт Посредник) 0,12%-ного раствора марганцовокислого калия рост его увеличился в 3,5 раза. Однолетний сеянец миндаля образовал цветки, завязи и плоды. Срок первого плодоношения сократился на 6 лет.

Максимальное количество марганца сосредоточено в цитоплазме. Появились сведения об участии марганца в окислительных процессах, восстановлении нитратов в процессе фотосинтеза, а также об антагонизме между марганцем и другими элементами, в частности железом.

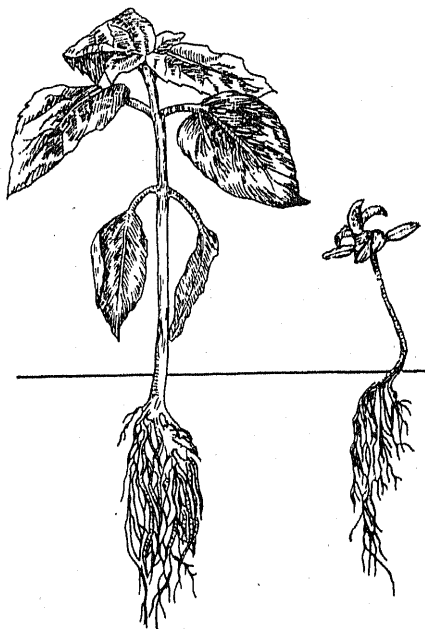
Марганец входит в состав ферментов оксидаз. Исследованиями установлено, что он является наиболее существенным фактором в дыхательной системе растений. При нитратном азоте марганец действует как восстановитель, а при аммиачном — как сильный окислитель. Но в обоих случаях при наличии марганца интенсивность окислительно-восстановительных процессов и синтез органических веществ в растении значительно возрастают. В процессе фотосинтеза марганец играет специфическую роль в гидрировании кислорода в перекись водорода. Считают, что в реакции фотохимического расщепления воды, в которой выделяется водород ( $H_2O \rightarrow H + OH$ ), марганец играет активную роль: соединяясь с гидроксидом, он препятствует образованию воды.

Многочисленные исследования показали определенную зависимость между марганцем и железом. При отсутствии марганца в растении накапливается избыток активного закисного железа, что вызывает хлороз вследствие его отравления. Наоборот, высокая концентрация марганца приводит к понижению концентрации активного закисного железа; железо мобилизуется в клетках в виде окисного органофосфорного соединения, в результате чего наступает хлороз, вызванный недостатком железа. Под влиянием марганца повышаются активность пероксидазы и синтетическая деятельность инвертазы. В растениях сахарной свеклы марганец участвует также в синтезе витамина С.

Марганец, как показали работы П. А. Власюка и других авторов, является необходимым элементом питания растений (рис. 50). Установлено, что марганец активно участвует в об-

Рис. 50. Влияние марганца на рост подсолнечника (растения выращивали на питательной смеси Д. Н. Прянишникова):

*справа — без марганца, слева — с добавлением марганца.*



мене веществ, стимулирует физиологические процессы, в результате чего повышается продуктивность многих сельскохозяйственных культур. Он поступает в растение на протяжении всего вегетационного периода. При этом в корнях и черешках листьев молодых растений, например сахарной свеклы, марганца больше, чем у более старых. Внешним признаком недостатка марганца является пятнистость листьев и некрозы. Вносят его в дозе 12—15 кг  $MnO$  на 1 га.

Железо содержится в окислительных ферментах и играет важную роль в дыхании растений. Оно имеется в органах, клетки которых содержат большое количество цитоплазмы. В живых тканях присутствует в виде металлоорганических соединений (хелатов). Считают, что в окислительно-восстановительных процессах железо является акцептором кислорода, участвует в синтезе предшественников хлорофилла.

Растения усваивают как закисные, так и окисные соли железа. Они могут содержаться в виде примесей в различных удобрениях. Обычно в почве достаточно железа, и в производственных условиях его почти никогда не применяют.

Молибден имеет большое значение для роста и развития растений. Наличие его в почве обеспечивает фиксацию азота воздуха клубеньковыми и свободноживущими бактериями и водорослями, а также нормальный процесс фосфорного питания и углеводного обмена. Молибден является составной частью активного центра фермента нитратредуктазы, который участвует в восстановлении нитратов в тканях растений до аммиака, используемого затем для образования аминокислот и белков. Он повышает активность флавопротеидных ферментов, связанных с азотным обменом, играет роль в активации молекулярного водорода для восстановления азота.

Меняя свою валентность, молибден участвует в окислительно-восстановительных реакциях, является важным звеном в пе-

переносе электронов от окисляемого субстрата к восстанавливаемому веществу. Растения усваивают так называемый подвижный молибден, запасы которого в почве обычно незначительны по сравнению с его общим содержанием в ней. Растения испытывают молибденовое голодание на кислых почвах, а в щелочных этот элемент всегда находится в достаточном для них количестве.

Молибден вносят в дозе 300 г на 1 га в виде молибденизированного суперфосфата.

Кобальт является активатором многих ферментов и входит в состав витамина  $B_{12}$  (цианкобаламин), необходимого для фиксации молекулярного азота клубеньковыми и свободноживущими бактериями. Он положительно влияет на поступление азотистых веществ, повышает содержание хлорофилла и аскорбиновой кислоты, активирует биосинтез и увеличивает количество белкового азота в растениях, играет важную роль в энергетическом обмене, под его влиянием возрастает количество АТФ.

Кобальт в органическом комплексе — витамине  $B_{12}$  — в 100 000 раз активнее неорганического кобальта.

Мало кобальта содержат дерново-подзолистые и серые лесные почвы (1,5 мг в 1 кг). Достаточным количеством его считается 2,5—4,5 мг в 1 кг почвы. Вносят кобальт в виде сульфата кобальта в дозе 1 кг на 1 га.

## УЧЕНИЕ О БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ ПРОВИНЦИЯХ

Ареалы, в пределах которых наблюдается определенная реакция организмов на избыточное или недостаточное количество микро- и макроэлементов в окружающей среде, называют биогеохимическими провинциями. В основе учения о биогеохимических провинциях лежит представление о миграции макро- и микроэлементов в системе почва → растение → животный организм.

Академик А. П. Виноградов выделяет два типа биогеохимических провинций. Первый встречается в виде небольших пятен или занимает небольшие области и постоянно наблюдается в границах определенных почвенно-климатических зон. Примером может служить существование в пределах подзолистых и дерново-подзолистых лесных почв северного полушария ряда биогеохимических провинций и эндемий, которые характеризуются недостатком I, Ca, Co, Cu и других элементов. Этот тип биогеохимических провинций и эндемий является зональным и характеризуется недостатком определенных химических элементов. Второй тип биогеохимических провинций не связан с определенными почвенно-климатическими зонами и может встречаться везде; он имеет позитивный характер, т. е. характеризуется из-

быточным содержанием химических элементов в среде и организмах, например борные, молибденовые провинции возле их месторождений, фторные провинции вокруг действующих вулканов и др.

В биогеохимических провинциях, где наблюдается недостаток определенных макро- и микроэлементов, распространены эпидемические болезни растений; в провинциях с избытком определенных микроэлементов отмечается не только распространение таких болезней, но и появление морфологических изменений растений вплоть до образования новых видов. Например, избыточное количество селена (Se) сыграло, по-видимому, определенную роль в видообразовании астрагала, виды которого содержат большое количество этого элемента. Полынь и растения семейства Маревые, концентрирующие бор, характерны для борной биогеохимической провинции Северного Казахстана. Биогеохимическая провинция Южного Урала обогащена никелем. Здесь обнаруживаются уродливые формы астры мохнатой и астры татарской, у которых не образуются обычные для них соцветия желтой окраски.

### **КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ, УСВОЕНИЯ МИНЕРАЛЬНЫХ СОЛЕЙ И ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ**

Корень — один из основных вегетативных органов листостебельных растений. Ему свойственна хорошо дифференцированная внутренняя структура. Различают стержневую и мочковатую корневую систему. Первая свойственна главным образом двудольным, а вторая — однодольным и некоторым двудольным растениям.

Стержневой корень является непосредственным продолжением стебля; на определенном расстоянии от поверхности почвы у него начинают образовываться боковые, более тонкие корни, которые, в свою очередь, также ветвятся. Мочковатый корень у основания стебля, почти у самой поверхности почвы, образует прядь нитевидных корешков — мочек.

Функции корневой системы многообразны. Она служит для прикрепления растения к субстрату, для поглощения воды и питательных веществ из него, для первичного превращения ряда поглощенных соединений, синтеза органических веществ, которые затем перемещаются в другие органы растения, и для выделения различных продуктов обмена (ионы минеральных солей, аминокислоты, сахара, мочевины, фенольные соединения и др.). Кроме того, у некоторых растений корни выполняют дополнительные функции, например являютсяместищем запасных питательных веществ, а у корнеотпрысковых растений — органом вегетативного размножения.

Функции поглощения воды, минеральных веществ и снабжения ими надземных органов у всех растений выполняются одними и теми же структурными элементами корневой системы.

Выросты клеток поверхностной ткани — эпидермиса корня (ризодермис) или эпиблемы поглощающей зоны корня — образуют так называемые корневые волоски. У некоторых растений обнаруживается морфологическая дифференциация эпиблемы на клетки, формирующие волоски (трихобласты), и клетки, которые таких волосков не образуют (атрихобласты). Первые из них короче остальных и отличаются от сестринских клеток, вторые характеризуются более высокой ферментативной активностью и большим содержанием РНК. У растений с гомогенным эпидермисом все клетки эпиблемы обладают способностью к образованию корневых волосков, которые имеют пристенный утолщенный слой цитоплазмы (плазмалемма), ядро и крупную вакуоль.

Тонкая оболочка корневого волоска плотно склеивается с комочками почвы. Корневые волоски служат опорой для растущей верхушки корня, выполняют функцию поглощения воды и минеральных веществ из почвы. Длина корневого волоска 0,06—10 мм, общая же длина корневых волосков, например, растения пшеницы около 20 км. Благодаря корневым волоскам поглощающая поверхность корневой системы возрастает в 5—20 раз. Они выделяют в почву различные вещества, которые способствуют растворению труднодоступных соединений почвы и способствуют развитию микрофлоры. Корневые волоски недолговечны, обычно они отмирают через 15—20 дней.

У многих водных и микотрофных растений, а также в водных культурах корневые волоски отсутствуют; образование их замедляется при ухудшении аэрации и в очень сухой почве. Основная масса корневых волосков сосредоточена в зоне, примыкающей к кончику растущего корня.

Таким образом, функционально поглотительной тканью корня является ризодермис, главным образом корневые волоски, а первичная ассимиляция ионов питательных солей происходит в коре корня.

Между клетками корня могут существовать значительные электрические градиенты, которые возникают и исчезают, по видимому, вследствие включения и выключения ионных насосов и изменения концентрационных градиентов в тканях корня.

Исследования показали, что мощность ионных насосов на мембранах корневых волосков значительно выше, чем у соседних клеток эпиблемы без корневых волосков, что обуславливает интенсивное поступление ионов в симпласт.

Первый этап поглощения минеральных солей — пассивное поглощение путем диффузии молекул в клетку и физико-химическая адсорбция их мембраной цитоплазмы — плазмалеммой.



На этом этапе минеральные вещества поступают в так называемое «свободное пространство», или «кажущееся свободное пространство», — часть объема клетки или ткани, в которую ионы или молекулы проникают путем свободной диффузии до тех пор, пока их концентрация в «свободном пространстве» не уравнивается с концентрацией внешнего раствора.

Для определения величины свободного пространства (СП) исследуемую ткань погружают на 1 ч в раствор соли известной концентрации для насыщения СП ионами. Затем материал осушают мягкой фильтровальной бумагой и переносят еще на 1 ч в дистиллированную воду для определения экзодиффузии ионов из СП. Расчет ведут по формуле

$$V = \frac{m}{C} \cdot 100,$$

где  $V$  — объем СП, % к общему объему ткани;  $m$  — количество ионов, выделившихся за 1 ч на 1 г сырой массы ткани (т. е. примерно из 1 см<sup>3</sup>), микроэквиваленты;  $C$  — концентрация насыщающего раствора, микроэквиваленты/л.

Рассчитанное по калию СП корней ячменя составляет 3—5% общего объема; в молодых тканях на долю СП приходится 15—25% общего объема, что значительно превышает суммарный объем клеточных стенок и межклетников.

Опыты показали, что при перенесении корней из солевого раствора в воду идет экзодиффузия ионов до установления нового равновесия, а при большом количестве воды — до полного извлечения.

В дальнейшем происходит адсорбция молекул и ионов и активное поступление их в цитоплазму, которое осуществляется путем обмена ионов  $H^+$  и  $HCO_3^-$ , выделяемых в процессе дыхания цитоплазмой, на адсорбированные анионы и катионы, или перенесение адсорбированных ионов и молекул с помощью переносчиков\* в глуболежащие слои цитоплазмы, где они включаются в метаболизм. При этом анионы поглощаются растениями против градиента электрохимического потенциала, что требует определенной затраты энергии, а катионы поступают без сопротивления электрических сил.

На перенос поглощенных ионов и молекул оказывает влияние активное движение цитоплазматических мембран клетки. Поглощение крупных органических молекул и капелек растворов может осуществляться с помощью механизма пиноцитоза, при котором на плазматической мембране клетки появляются короткие тонкие выросты, окружающие молекулу или капельку жидкости. Этот участок плазматической мембраны впячивается внутрь протопласта и затем отшнуровывается в виде пузырька.

\* Механизмы поглощения веществ и энергии клеткой см. на с. 92.

С помощью электронного микроскопа прослежено формирование пиноцитозных пузырьков диаметром 0,07—0,1 мкм.

Д. А. Сабинин, исследуя пасоку, показал, что поглощенные минеральные вещества вступают в химическое взаимодействие с цитоплазмой клеток корня и большая часть их передается в надземные органы в органической форме. Поглощение и передвижение веществ в корне является важным звеном в круговороте элементов в растении и связано с основным звеном обмена — дыханием. Изучение поглощения веществ корневой системой растения дает основание полагать, что единого механизма этого процесса, очевидно, не существует. По-видимому, имеется ряд одновременно функционирующих механизмов поглощения, зависящих от внешних и внутренних факторов.

Установлено, что при водных культурах соли никогда не поступают в корни в той концентрации, в какой они находятся в растворах. Из разбавленных растворов энергичнее поглощаются соли, а из концентрированных — вода. Убедительным доказательством того, что поступление солей не зависит от поглощения воды, служит следующий факт: разные соли и даже анионы и катионы одной и той же соли поступают в растение с различной скоростью. Так, у сульфата аммония  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  более интенсивно поглощается ион  $\text{NH}_4^+$ , менее интенсивно — ион  $\text{SO}_4^{2-}$ , в результате чего происходит накопление в растворе ионов  $\text{SO}_4^{2-}$  и подкисление среды. Поэтому такая соль называется физиологически кислой. Из раствора соли  $\text{NaNO}_3$  интенсивнее поглощается анион — группа  $\text{NO}_3^-$ , медленнее — катион  $\text{Na}^+$ . В этом случае происходит подщелачивание среды вследствие накопления в ней иона  $\text{Na}^+$ . Такую соль называют физиологически щелочной. У нитрата аммония  $\text{NH}_4^+\text{NO}_3^-$  с одинаковой интенсивностью поглощаются катионы и анионы. Это физиологически нейтральная соль.

В результате определения электропроводности транспирационного тока воды, поднимающейся по древесине, установлено, что концентрация солей бывает выше ночью, когда транспирация ослаблена и воды в растение поступает меньше. Это также свидетельствует о том, что поступление анионов и катионов соли в живые клетки молодых всасывающих кончиков корней осуществляется независимо от поступления воды. Но при высокой концентрации почвенного раствора транспирационному току принадлежит решающее значение. Он играет большую роль в поднятии воды и минеральных веществ по стеблю.

Поступление веществ в клетку следует рассматривать как активный физиологический процесс, происходящий с затратой определенного количества энергии и связанный прежде всего с дыханием растений. Например, накопление брома в клетках клубней картофеля и в корнях ячменя происходило только тогда, когда через раствор бромида калия, в который были по-

гружены клубни, пропускали в достаточном количестве воздух; при продувании азота через раствор бромида калия поступления и накопления брома в клетках растений не наблюдалось. Добавление сахара к раствору бромида калия усиливало поглощение и накопление калия и брома. Это свидетельствует о том, что поступление ионов связано с процессом дыхания. Считают, что в данном случае главная роль принадлежит ионам  $\text{H}^+$  и  $\text{HCO}_3^-$ . Угольная кислота, образующаяся в процессе дыхания, направляется в поверхностные слои цитоплазмы, а ионы  $\text{H}^+$  и  $\text{HCO}_3^-$  обмениваются на катионы и анионы, содержащиеся в окружающей среде. Таким образом, поступление их связано с обменом ионов угольной кислоты на ионы брома и калия.

И. И. Колосов изучал поглощение ионов  $\text{NO}_3^-$  корнями, которые сначала насыщались анионами фосфата. В этом случае поглощение ионов  $\text{NO}_3^-$  сопровождалось освобождением эквивалентного количества  $\text{H}_3\text{PO}_4$ , ранее адсорбированной на корнях. Об обменной природе адсорбции ионов свидетельствует, например, тот факт, что корни гороха, находящиеся в растворе  $\text{CaCl}_2$ , вместо поглощенного кальция выделяли эквивалентное количество калия и магния.

Основным источником катионов для растений являются обменные катионы почвы. Экзоосмос органических кислот, аминокислот и других соединений корнями — достаточно распространенное явление. Так, в опытах ряда ученых в корневых выделениях кукурузы и других растений были обнаружены сахара (альдозы и кетозы), органические кислоты (яблочная и др.), аминокислоты (аланин, лизин) и витамины (пиридоксин, тиамин, биотин).

Исследованиями В. Ф. Купревича доказано, что высшие растения влияют на субстрат (почву) с помощью ферментов, которые выделяются наружу корневой системой. В свою очередь, наличие корневых выделений высших растений в ризосфере способствует увеличению количества микроорганизмов, обеспечивающих мобилизацию малоподвижных питательных веществ почвы для высших растений. Д. Н. Прянишников установил, что одним из важнейших факторов усвоения аммиачных и нитратных солей является реакция питательной среды. В слабокислой среде при pH 5 нитраты поглощаются более интенсивно, чем аммиачные соли, и, наоборот, в нейтральной среде при pH 7 аммиак поглощается более энергично, чем нитраты.

Отношение растения к аммонийным солям и нитратам зависит от его особенностей. При недостатке углеводов превращение аммонийных солей в амиды задерживается и может вызвать отравление растения аммиаком. При реакции среды, близкой к нейтральной, из соли лучше усваивается катион  $\text{NH}_4^+$ , чем анион  $\text{NO}_3^-$ , и в этом случае соль может из физиологически нейтральной стать физиологически кислой. Ткани лука, погру-

женные в краску нейтральрот, при рН 4,5 энергично адсорбируют ее оболочками клеток, содержимое которых при этом остается бесцветным. Если перенести клетки в нейтральную среду при рН 7,5, то происходит быстрая десорбция краски оболочкой клеток и переход ее в вакуоль.

Следовательно, поступление и усвоение анионов и катионов минеральных солей корнями в значительной мере зависят от реакции среды.

Процесс поглощения веществ связан с жизнедеятельностью и обменом веществ растительного организма, что можно наблюдать на опыте с веткой вербы. При окольцевании ветки поглощение минеральных веществ приостанавливается, а когда срез на ветке срастается, оно возобновляется. Если у клеток листьев элодеи вызвать сначала плазмолиз, а затем деплазмолиз, то в клеточном соке почти моментально образуются кристаллы оксалата кальция. До этого кальций был поглощен коллоидами плазмы, а щавелевая кислота ( $\text{HOOC} \cdot \text{COOH}$ ) содержалась в клеточном соке. Под действием плазмолиза произошел процесс десорбции кальция, который в связи с изменением физико-химического состояния коллоидов протопласта выделился в клеточный сок, вступил в реакцию с  $\text{HOOC} \cdot \text{COOH}$ , в результате чего образовался оксалат кальция. Такой же процесс наблюдается при старении клеток, но происходит он медленно.

Усиление кислотности питательного субстрата способствует поглощению анионов. Наоборот, повышение щелочности обуславливает поступление катионов. Так, когда корни поглощают больше анионов, содержание органических кислот в растениях уменьшается, и, наоборот, когда катионы преобладают над анионами, образование органических кислот значительно усиливается. На жизнедеятельность растений рН может оказывать не прямое влияние, а, например, через растворимость в почве питательных веществ. Так, физиологически кислые соли способствуют растворению и усвоению фосфора и фосфоритов, а также солей железа и алюминия. Опытами с водорослями установлено, что чем больше потребность организма в железе, тем в большей мере реакция среды сдвигается в сторону уменьшения рН. Хлороз некоторых растений на щелочных почвах объясняется не вредным действием реакции среды, а недостатком железа в ней. При наличии извести и фосфатов железо переходит в нерастворимую форму и становится недоступным для растений, в результате чего наблюдается хлороз (хотя железо имеется в почве в достаточном количестве); рН почвы может влиять также на растворимость токсического иона алюминия: при рН 4,5—8,5 соли алюминия нерастворимы, а в более кислой среде (рН менее 4,5) растворимость их резко повышается.

Таким образом, поглощение минеральных веществ — физиологический процесс, связанный с общим обменом, поступлением

в корневую систему пластических веществ, в частности углеводов, и энергией, а также с особенностями растительного организма и внешними условиями.

Корневую систему сравнительно недавно рассматривали только как орган, функции которого заключаются в поглощении воды и минеральных веществ. Местом синтеза сложных органических веществ считали только лист. И. В. Мичурин одним из первых указал на многогранную роль корней. Он показал, что наследственные свойства привитых растений — качество семян, химический состав, окраска, размеры плодов, форма, опушенность листьев и другие признаки — во многом зависят от природы корней, на которых эти растения развиваются. Корни дикого подвоя всегда ухудшают качество плодов сеянца — привоя и увеличивают процент диких форм в его семенном потомстве. Корни культурного сорта, наоборот, изменяют качество плодов в сторону культурного подвоя. Выводы И. В. Мичурина имели большое практическое значение.

В корнях растений происходят процессы, в результате которых ионы минеральных солей вовлекаются в синтез сложных органических соединений. Это удалось наглядно показать исследованиями пасоки. У кукурузы 50—70% поглощенного корнями азота поступало в надземную часть в виде органических соединений, из них 15—30% приходилось на аминокислоты. В пасоке тыквы обнаружено 16 аминокислот и небольшое количество белка, связанных с солями кальция и кремния. Поглощенный корнями растений  $\text{CO}_2$  участвует в образовании органических кислот, являющихся акцепторами при синтезе аминокислот.

В опытах А. А. Шмука и Г. С. Ильина с применением  $^{14}\text{C}$  на табаке радиоактивный углерод был найден в никотине лишь у тех растений, которые имели корневую систему. Растения без корней (водные культуры) хотя и поглощали  $^{14}\text{C}$  из раствора  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ , но были неспособны синтезировать молекулы никотина. Выяснено также, что синтез алкалоидов в корнях происходил в том случае, когда растение снабжалось азотом и через листья.

Таким образом, корневая система способна адсорбировать, поглощать и ассимилировать элементы минерального питания, а также передавать продукты своей жизнедеятельности через проводящую сеть в надземные органы.

В растении между корнями и побегами поддерживается постоянный обмен веществами. В некоторых случаях для усиления такого обмена могут образовываться воздушные корни, которые синтезируют аминокислоты (например, у кукурузы). В подземных и воздушных корнях кукурузы происходит синтез аминокислот гистидина, аргинина, аспарагина, серина, глицина, глутаминовой кислоты, аланина и пролина. Корни ее содержат

10—15 раз больше свободных аминокислот, чем стебли и листья.

В адсорбирующей зоне корней активно идет гликолитический процесс. Под влиянием ферментов сахар превращается в соли пировиноградной кислоты и кислот ди- и трикарбонового цикла, которые являются промежуточными продуктами дыхания корней. Кислоты, переходя друг в друга и постепенно окисляясь обычно до  $\text{CO}_2$  и воды, создают запас энергии в виде макроэргических фосфатных связей АТФ. Значительная часть этих промежуточных продуктов цикла Кребса используется растением в качестве акцепторов  $\text{NH}_2$ -групп при первичной асимилиции аммиака. В результате в процессе прямого аминирования и переаминирования кетокислоты превращаются сначала в первичные аминокислоты (аланин, глицин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты), а потом частично переходят в более сложные аминокислоты, амиды и другие азотистые соединения. Значительная часть этого материала используется растущими зонами корней для синтеза протеидов и нуклеиновых кислот. Остальные простейшие соединения вместе с пасоккой поднимаются из корней в надземные органы, где используются главным образом побегами и развивающимися плодами.

При наличии в ризосфере микроорганизмов в пасоке и корнях обнаруживается большое количество органических соединений азота и фосфора. При этом продукты жизнедеятельности микроорганизмов, выделяющиеся в ризосферу, способствуют не только поглотительной деятельности корневой системы, но и синтетической. Микроорганизмы образуют соединения (витамины и др.), которые могут активизировать рост корней и надземных органов, процессы обмена, дыхания, биосинтез аминокислот и т. д. Бактерии, дрожжи, грибы не только синтезируют необходимые для своей жизнедеятельности витамины, но и выделяют их в окружающую среду. Это одно из звеньев сложных взаимосвязей между высшими и низшими растениями.

В некоторых почвах обнаружено значительное содержание витаминов. Тиамин особенно много в почвах, в которых находится азотобактер, синтезирующий и в больших количествах выделяющий его в почву. Как выяснилось, в 1 кг навоза содержится 0,13 мг тиамина. Синтез фотохимических пигментов также связан с реакциями, осуществляющимися в корневых системах. Корневая система влияет на активность ферментов, например каталазы и цитохромоксидазы, в листьях. В свою очередь, деятельность корневой системы зависит от надземных органов — листьев, где синтезируются различные пластические и биологически активные вещества.

В жизни растений важная роль принадлежит транспорту ионов. Ионные градиенты, ионные потоки, деятельность ионных насосов в большой мере определяют минеральное питание и

обмен веществ. Ионный транспорт важен и для обмена энергией, который происходит с помощью окислительно-восстановительных реакций. В таких реакциях одно вещество (субстрат) окисляется (теряет протоны и электрон), а другое (акцептор) восстанавливается. Энергия, заключенная в химических связях молекул субстрата, освобождается и может быть использована для эндергонических реакций через посредство АТФ.

Наконец, ионный транспорт играет важную роль в информационном обмене. Усиление или ослабление фотосинтеза вызывает соответствующее изменение потребления солей и воды из почвы корневой системой растений. Растение, как известно, обитает в двух средах — корни в почве, а побег в воздухе. Органы, ткани и клетки получают и передают информацию об изменении окружающих условий другим органам, тканям и клеткам. Передача такой информации может осуществляться по симпласту биотоками, возникновение которых связано с распределением катионов и анионов в клетках (Д. Б. Вахмистров, Л. Кларксон).

### **АНТАГОНИЗМ ИОНОВ И УРАВНОВЕШЕННЫЕ РАСТВОРЫ. СИНЕРГИЗМ И АДДИТИВНОСТЬ**

Установлено, что одно- ( $K^+$  и  $Na^+$ ) и двухвалентные катионы ( $Ca^{2+}$ ) вызывают различное и даже противоположное физиологическое действие на цитоплазму (об этом свидетельствует разная форма плазмолиза). Ионы калия и натрия способствуют большей обводненности цитоплазмы (колпачковый плазмолиз), а катионы кальция делают цитоплазму более вязкой, менее проницаемой (судорожный плазмолиз). Чистые соли металлов, не содержащие примесей, всегда влияют на организм растения и животного токсически. Так, еще в конце прошлого века была установлена токсичность раствора хорошо очищенной соли  $NaCl$ , концентрация которой соответствовала концентрации морской воды. Достаточно было добавить незначительное количество солей  $Ca$  и  $Mg$ , чтобы обезвредить действие  $NaCl$ . Так, в чистом растворе хлорида натрия из оплодотворенных яиц морских ежей не развивалось ни одного зародыша; при добавлении 1 см<sup>3</sup> сильно разбавленного раствора  $CaSO_4$  развивалось 3% зародышей, 2 см<sup>3</sup> — 20%, 5 см<sup>3</sup> — 75%. Хорошо очищенный раствор кальциевой соли также был ядовитым. Токсичность ее можно снять добавлением солей натрия.

Явление антагонизма ионов можно наблюдать при развитии корневой системы растений, выращиваемых в следующих растворах (0,12 н.): 1)  $NaCl + KCl + CaCl_2$ ; 2)  $NaCl + CaCl_2$ ; 3)  $CaCl_2$ ; 4)  $NaCl$ .

Проростки пшеницы или ячменя, появившиеся в этих растворах, различны: в первых двух растворах корневая система будет нормальной, а во вторых двух она почти не развивается. Этот опыт наглядно иллюстрирует явление антагонизма ионов, который в большей мере наблюдается между одно- и двухвалентными катионами. В явлениях антагонизма действие ионов зависит от их валентности. Установлено, что чем выше валентность данного иона, тем в меньшей концентрации проявляется его антагонистическое действие.

Растворы, в которых токсического действия солей нет, называются физиологически уравновешенными; в них комбинации различных концентраций отдельных ионов находятся в таких соотношениях, при которых растения будут лучше развиваться. Природным уравновешенным раствором является морская вода, она очень близка по своему составу к крови и лимфе животных.

Чем же объясняется антагонистическое действие солей в водном растворе? Как известно, соль диссоциирует на электрически заряженные ионы (катионы и анионы); антагонистическое действие солей обуславливается влиянием ионов на физико-химические свойства цитоплазмы. Очевидно, здесь прежде всего имеет значение противоположное влияние разных ионов на коагуляцию коллоидов и на степень их обводненности. Установлено, что белки, находясь в изоэлектрической точке, имеют минимальную адсорбирующую силу и способность к набуханию, что обуславливается поглощением различных катионов. У большинства растительных белков изоэлектрическая точка находится при pH около 7; если реакция смещена в щелочную сторону, то ионы водорода и двухвалентный катион кальция снижают набухание белков; наоборот, ионы  $\text{OH}^-$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$  в этих условиях усиливают набухание коллоидов.

Как избыточное набухание, так и потери воды цитоплазмой вызывают нарушение нормального хода обмена веществ в клетках. При смене количественного соотношения концентраций двух солей их одностороннее действие на гидратацию коллоидов цитоплазмы не проявляется. Поэтому если разные ионы солей не будут приводить к такому состоянию цитоплазмы, то и обмен веществ будет проходить наиболее эффективно. Указанное состояние цитоплазмы возможно при действии на нее уравновешенных растворов.

А. Л. Курсанов считает, что явление антагонизма ионов можно объяснить теорией клеточных переносчиков. Известно, что антагонизм ионов наблюдается при одновременной адсорбции различных ионов клеткой из внешнего раствора; поступление в клетку одного иона приводит к вытеснению из нее другого, что является результатом конкуренции веществ, проникающих в клетку.



В растениях наблюдаются также синергизм и аддитивность действия компонентов смеси солей. Синергическое действие солей заключается в том, что одна из них усиливает действие другой. Синергизм бывает положительным и отрицательным. Так, Д. А. Сабининым было установлено, что внесение смеси азотно-фосфорных удобрений под хлопчатник превышает сумму прироста урожая, полученного от внесения отдельно азотных и фосфорных удобрений. На дерново-подзолистых супесчаных почвах при близком соотношении содержания азота и фосфора и небольшом количестве молибдена и марганца последние при их внесении в почву проявляют синергическое действие, а при более высоком уровне питания растений картофеля фосфорными удобрениями молибден и марганец проявляют антагонистическое действие. Отрицательный синергизм проявляется тогда, когда токсическое действие одной соли усиливается токсическим действием другой.

Аддитивность — это действие смеси солевых растворов, которое равно сумме действия отдельных компонентов. Она наблюдается при осмосе; если соли не влияют на электрическую диссоциацию компонентов, то осмотическое давление равно сумме парциальных осмотических давлений солей, входящих в смесь.

### **ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЫ КАК СУБСТРАТА, ПИТАЮЩЕГО РАСТЕНИЕ**

В естественных условиях минеральное питание осуществляется значительно сложнее, чем в искусственных. В почве встречается большое разнообразие соединений различных элементов, вступающих во взаимодействие друг с другом. В почвенном растворе содержится мизерная часть элементов минерального питания растений. Большая часть их адсорбирована коллоидными составными частями почвы. Много питательных веществ содержится в почве в виде минералов или органических веществ, растворимых в воде.

Растения, выращиваемые в водной вытяжке из почвы, плохо растут и развиваются. Это свидетельствует о бедности почвенного раствора элементами минерального питания. Следовательно, растение должно обладать способностью использовать адсорбированные и даже нерастворимые минеральные вещества.

Почва состоит из твердой фазы (неорганические и органические вещества), почвенного раствора и газовой фазы ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $N$ ). Питательные вещества для растений содержатся в почве в четырех формах: растворенные в воде (почвенный раствор), доступные растениям, но легко вымываемые; адсорбированные на поверхности коллоидов, невымываемые, но доступные для растений при ионном обмене; выделяемые растением ионы (на-

пример,  $H^+$ ); труднодоступные для растений неорганические соли (сульфаты, фосфаты, карбонаты).

Адсорбирование и прочное удерживание растворимых веществ почвой называется ее поглощающей способностью, а коллоидная часть почвы, которая обуславливает эту способность, — почвенным поглощающим комплексом. Поглощение почвой различных веществ (особенно катионов) изучал советский ученый К. К. Гедройц. Он установил, что почвенные коллоиды всегда насыщены теми или иными катионами, которые способны обмениваться в эквивалентных отношениях на другие катионы, содержащиеся в растворе. Эти катионы были названы поглощенными, или обменными, а общее их количество, выраженное в миллиграмм-эквивалентных на 100 г почвы, — емкостью поглощения, или емкостью обмена. От состава обменных катионов зависят многие важные в производственном отношении физические и химические свойства почвы. Различают пять видов поглощения веществ почвой (К. К. Гедройц).

1. Механическая поглощающая способность. Почва, как пористое тело, задерживает мелкие частицы, через нее профильтровываются грубые суспензии.

2. Физическая поглощающая способность. На поверхности твердой фазы почвы и почвенного раствора создается поверхностное натяжение, которое вызывает повышение концентрации возле самой поверхности твердых частиц — адсорбцию (положительную). Наблюдается и отрицательная адсорбция (например,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$ ); такие ионы профильтровываются.

3. Физико-химическая поглощающая способность. Часть элементов адсорбируется на поверхности почвенных частиц или раствора, а остальные вступают в обменные химические реакции с почвенными частицами. Она имеет существенное значение в создании плодородия почвы, а также в питании растений.

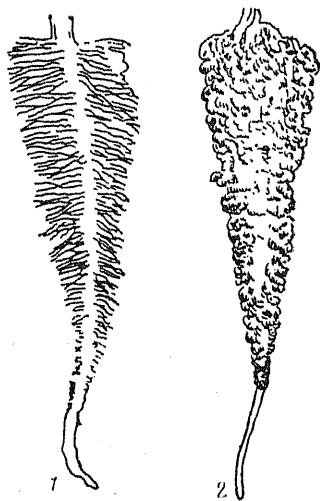
4. Химическая поглощающая способность. Вещество, которое вносят в почву, образует нерастворимые соединения. Происходят их глубокие химические превращения. Например, при внесении фосфорных солей в почву, содержащую большое количество кальция, образуется труднорастворимое в воде соединение —  $Ca_3(PO_4)_2$ .

5. Биологическая поглощающая способность. В результате жизнедеятельности бактерий, грибов и других микроорганизмов происходит поглощение элементов минерального питания.

На основании учения о почвенном поглощающем комплексе К. К. Гедройц сводил процессы почвообразования главным об-

Рис. 51. Корешки проростков горчицы:

1 — выращенные во влажном воздухе; 2 — выращенные в почве (на них образовался «футляр» вследствие контакта с почвой).



разом к химическим явлениям, недостаточно учитывая роль растительности в этих процессах.

Поглощающая способность почв, особенно физико-химическая и физическая, имеет большое значение для минерального питания растений. В почве происходит закрепление вносимых удобрений — калийных, фосфорных, аммиачных. Они не вымываются, легкодоступны для растений, препятствуют повышению концентрации почвенного раствора. Весь процесс поглощения солей из почвы корнями растений в значительной мере сводится к обменным реакциям между корневыми клетками и почвенным поглощающим комплексом с помощью почвенного раствора. При контакте с почвой корни растений способны растворять почти нерастворимые минералы (рис. 51).

Если в сосуд с почвой поместить мраморную отполированную пластинку под углом  $45^\circ$  и посеять семена растений, то на пластинке остаются следы корневой системы, которые хорошо видны невооруженным глазом. Труднорастворимые фосфаты — фосфориты при контакте с корневой системой растворяются.

В растворении различных соединений большую роль играют углекислый газ, выделяемый корневой системой растений в процессе дыхания, яблочная кислота, сахар и т. д. При питании растений растворению труднорастворимых соединений способствуют физиологически кислые соли, например  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ . При внесении в почву физиологически кислых солей (сернокислого аммония) одновременно с нерастворимыми в воде фосфоритами фосфорная кислота из них освобождается и усваивается злаками; при использовании физиологически щелочной соли  $\text{NaNO}_3$  фосфорит малодоступен для растений (Д. Н. Прянишников).

Большое значение в питании растений принадлежит гумусовым веществам почвы. Установлено, что в гумусе концентрируется в сотни и тысячи раз большее количество микроэлементов, чем в почве. В нем содержится много меди, цинка, стронция, селена, марганца, кобальта, никеля. Эти элементы, поступая в растение, повышают активность ферментов, катализируют биохимические процессы превращения органических веществ,

биосинтез белков, витаминов, органических кислот и участвуют в процессе фотосинтеза растений. В гумусе также содержатся соединения из группы циклопарафинов и наftenовые кислоты, стимулирующие рост и развитие растений.

В составе органической части почвы, кроме гумусовых соединений и микроэлементов, содержится еще и ряд биологически активных веществ: витамины  $B_6$  и  $B_{12}$ , тиамин, рибофлавин, биотин, гетероауксин, гиббереллины, ферменты — продуценты почвенных микроорганизмов.

Гуминовые кислоты, поглощаемые корневой системой растений, повышают проницаемость клеточных мембран, в результате усиливается поступление в растение питательных и физиологически активных веществ из почвы.

### **МЕХАНИЗМЫ ПОСТУПЛЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ИЗ ПОЧВЫ В КОРНИ РАСТЕНИЙ**

Обеспечение растений питательными веществами зависит от размера их корневой системы и притока этих веществ к поверхности корней. Различают следующие механизмы поступления питательных веществ в корневую систему.

Корневой перехват питательных веществ. Корни в процессе роста вступают в контакт с новыми объемами почвы и поглощают содержащиеся в ней питательные вещества.

Массовый поток ионов к поверхности корней с потоком воды при поглощении ее корнями растений. Это основной путь обеспечения корневой системы питательными веществами, и зависит он от содержания воды в почве, концентрации ионов в почвенном растворе, скорости их поглощения корнями и размеров корневой системы.

Диффузионный поток ионов к корню. Поглощение того или иного питательного вещества сопровождается уменьшением его концентрации у поверхности корня и возникновением перпендикулярного к его поверхности градиента концентрации, в направлении которого ионы будут диффундировать к корню из ризосферы.

Как показали исследования,  $Ca$  и  $Mg$  поступают в корневую систему за счет массового потока и корневого перехвата, катионы калия — диффузионным и массовым потоками, анионы фосфора — исключительно путем диффузии. Поглощения корнями одного отдельно взятого иона обычно не наблюдается, так как при поступлении катионов возникает разность электрических потенциалов, вызывающая одновременное поглощение анионов или выход других катионов, то же происходит и при поглощении анионов.

Для оценки условий минерального питания растений большое значение имеет исследование содержания отдельных эле-

ментов в тканях растения. Существует связь между ростом растений и концентрацией элементов минерального питания в черешках и пластинках листьев. Урожайность (рост, накопление биомассы) является функцией их содержания в растении:

$$R = f(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n),$$

где  $R$  — урожайность;  $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$  — содержание отдельных элементов минерального питания (Л. К. Мамонов, Г. Г. Ким).

### **КОРНЕВЫЕ ВЫДЕЛЕНИЯ, ВТОРИЧНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ (РЕУТИЛИЗАЦИЯ) ЭЛЕМЕНТОВ**

Исследования Д. Н. Прянишникова показали, что выделяемые корнями люпина, горчицы, вики, гороха кислые вещества обладают высокой растворяющей способностью по отношению к фосфорной кислоте фосфоритов и, таким образом, способствуют усвоению растениями питательных веществ из труднодоступных соединений. Рядом других опытов доказано, что корневые системы растений выделяют не только органические кислоты, но и минеральные вещества.

Для изучения корневых выделений А. И. Ахромейко применил метод изолированных песчаных культур. В сосуд, разделенный на три секции, вносили питательную смесь Гельригеля: в среднюю секцию — без фосфора, а в крайние — с фосфором ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ). Затем высаживали проростки овса в среднюю и бобового растения в крайние секции, причем так, чтобы часть его корневой системы находилась и в средней секции сосуда. В этом случае корни бобового растения выделяли в нее фосфорную кислоту, которую использовали растения овса (рис. 52). Установлено, что фосфорную кислоту способна выделять корневая система люпина, гороха и вики. Кроме бобовых, ее выделяют гречиха и горчица.

Растения можно разделить на две группы. К первой относятся растения, корни которых в нормальных условиях произрастания не выделяют фосфорную кислоту и другие минеральные вещества (злаки, корнеплоды, клубнеплоды, овощные культуры и др.). Вторую группу представляют растения, корни которых выделяют фосфорную кислоту и другие минеральные вещества (бобовые, масличные и др.).

Представители первой группы характеризуются накоплением углеводов и нейтральной реакцией клеточного сока, второй — накоплением преимущественно белков, жиров и кислой реакцией клеточного сока.

Выделение фосфорной кислоты корнями люпина, горчицы, ярового рапса составляет 14—34% всей фосфорной кислоты, поглощаемой растением.

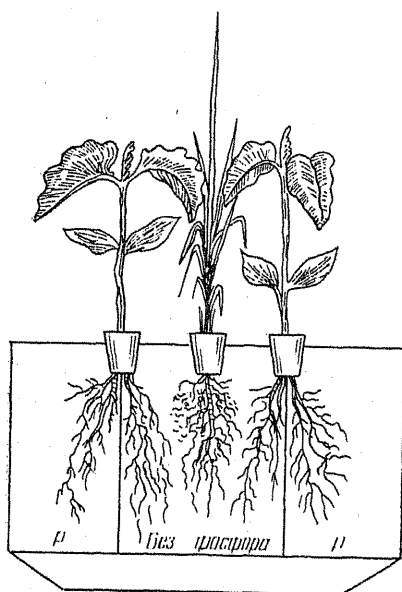


Рис. 52. Схема сосуда для опытов с изолированным питанием.

Некоторые ученые считают, что выделение корнями фосфорной кислоты является нормальной физиологической деятельностью растения и обусловлено физико-химическими и биохимическими изменениями в структуре пластических веществ в организме, происходящими в результате обмена. Благодаря кислому клеточному соку у бобовых, масличных и других растений образуются белковые вещества и другие органические коллоиды имеют положительный заряд и поглощают анионы, в данном случае анион  $\text{PO}_4^{3-}$ . Белковые вещества и другие коллоиды или переходят в изoeлектрическое состояние, или изменяют положительный заряд на отрицательный. В обоих случаях выделяется фосфорная кислота,

которая вместе с водой, освобождающейся в этих условиях, попадает в обратный поток веществ и через корневую систему выходит наружу. Освобождение связанной внутри растения воды происходит также при отложении запасных веществ и углеводов, при образовании клетчатки и т. д.

Иные закономерности передвижения минеральных веществ наблюдаются у злаковых растений. У них благодаря нейтральной или слабокислой реакции их сока белковые вещества и другие органические коллоиды находятся в изoeлектрическом состоянии или получают отрицательный заряд и поглощают катионы. Вследствие этого злаки не могут выделять в заметных количествах фосфорную кислоту и катионы, среди которых первое место занимает калий как наиболее подвижный.

Экспериментально установлено, что корни интактных растений выделяют во внешнюю среду различные вещества. Особого внимания заслуживают данные о корневых выделениях стерильных культур растений и изолированных корней. Корни кукурузы выделяют сахара, органические кислоты, аминокислоты, ферменты; льна — витамины (тиамин и биотин). У стерильных сеянцев сосны, надземные органы которых находились в атмосфере углекислого газа, меченного по углероду, в выделениях корневой системы обнаружено 35 различных соединений.

Изолированные корни кукурузы выделяли аминокислоты, корни интактных проростков кукурузы тоже, но в значительно меньшей степени, причем выделение различных аминокислот корнями зависело от содержания азота в питательном субстрате и аэрации среды. Изолированные корни пшеницы выделяли в культуральную среду аминокислоты (пролин,  $\gamma$ -аминомасляную кислоту), которые непосредственно в корне обнаружены не были. Таким образом, корневые системы многих растений выделяют во внешнюю среду минеральные вещества, спирты, сахара, органические кислоты, аминокислоты и амиды, ферменты, нуклеиновые кислоты, фенольные соединения, сапонины и другие соединения, что является нормальной физиологической функцией, нормальным проявлением их жизнедеятельности и может значительно изменяться под влиянием внешних факторов.

Проводятся исследования влияния корневых выделений одних видов растений на другие (аллелопатия). Различным растениям свойственна специфичность корневых выделений. С этим часто связывают их отрицательное влияние на урожайность: при бессменном возделывании культуры наблюдается изреживание травостоя и снижение урожаев, хотя почва содержит достаточное количество питательных веществ. Другая же культура дает на такой почве нормальный урожай. Это явление обуславливается главным образом накоплением в почве специфических для определенных видов растений вредных микроорганизмов и вредителей. Например, снижение урожайности свеклы при бессменном возделывании вызывается нематодой, льна — фузариозом, хлопчатника — вилтом и другими болезнями, которые передаются через почву. При этом наблюдается также одностороннее истощение почвы питательными веществами и накопление корневых выделений, которые, очевидно, проявляют токсическое действие на высшие растения и на микрофлору ризосферы, вследствие чего растения или плохо растут, или отмирают. В таких случаях следует вносить удобрения, включая микроэлементы, и не сеять на протяжении ряда лет одну и ту же культуру на данном поле.

Большая роль в растворении и усвоении минеральных веществ растениями принадлежит бактериям, в частности вызывающим брожение клетчатки, выделяющим масляную и молочную кислоты. Вот почему в перегнойных почвах, в которых много микроорганизмов, фосфориты растворяются быстрее.

При освобождении и миграции веществ в растении они могут повторно использоваться. Например, у древесных растений наблюдается передвижение элементов минерального питания из листьев перед их опаданием в стебли и корни и возвращение их весной снова в листья. По данным А. И. Смирнова и других исследователей, установлено существование коротких циклов

повторного использования минеральных веществ и азота у травянистых растений (табака, картофеля). Наблюдения показали, что содержание азота, фосфора и калия со старением листа уменьшается, а кальция — увеличивается. Установлена такая закономерность: минеральные вещества, которые не участвуют в реутилизации (железо, марганец, бор, цинк), имеют базипетальный градиент содержания, т. е. количество их увеличивается от вершины к основанию, а минеральные вещества, способные реутилизироваться (азот, фосфор, сера), — акропетальный, т. е. количество их возрастает от основания к вершине.

### **РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА СОДЕРЖАНИЕ В ПОЧВЕ СОЛЕЙ КАЛЬЦИЯ И КОНЦЕНТРАЦИЮ ВОДОРОДНЫХ ИОНОВ**

Большинство растений способно произрастать на разных почвах, поскольку почти всюду они находят достаточно питательных веществ. Но все-таки потребности их на почвах разного состава удовлетворяются неодинаково, и видовой состав растений часто служит индикатором на те или иные свойства почвы. Кроме химического состава, для растений имеют значение физические свойства и водный режим почвы. Большое влияние на растительность оказывает содержание в ней солей кальция, особенно карбоната. По потреблению этих солей растения можно разделить на две группы: кальцефилы, которые хорошо развиваются на почвах, богатых известью (например, *Castanea vesca*), и кальцефобы, которые избегают их (торфяные мхи). Но эти различия сугубо физиологические; по анатомическим и морфологическим признакам кальцефобы и кальцефилы не различаются.

Кальций — необходимый элемент для высших растений. Большее или меньшее содержание извести в почве вызывает изменения ее химических и физических свойств: она приобретает щелочную или нейтральную реакцию, что влияет на состав микроорганизмов, их жизнедеятельность и накопление нейтрального гумуса. На кислых почвах преобладают грибы и накапливается кислый перегной.

В водных культурах все растения (кальцефилы и кальцефобы) для нормального развития нуждаются во введении в питательный раствор достаточного количества ионов кальция. Следовательно, реакция растений на известь тесно связана с их реакцией на концентрацию водородных ионов. Разные виды растений отличаются различной степенью реакции на изменение рН. Так, овес, рожь, репа, картофель дают наивысший урожай при рН 5—6, пшеница, ячмень, свекла, люцерна лучше растут при нейтральной или слегка щелочной реакции (рис. 53).



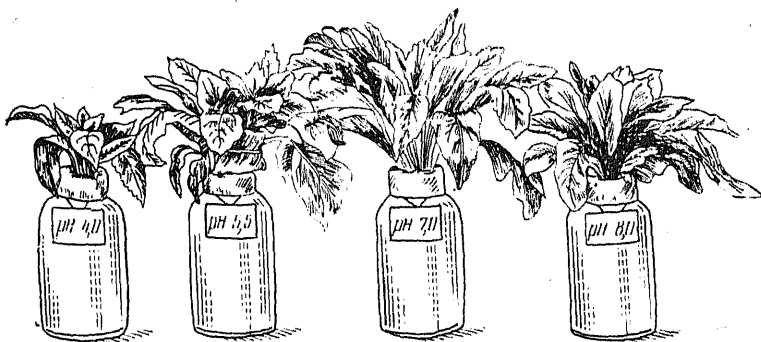


Рис. 53. Влияние концентрации ионов водорода на рост сахарной свеклы в водных культурах.

### МИКОРИЗА И РИЗОСФЕРА

Многие древесные породы плохо развиваются, если на их корнях не образуется так называемая микориза — симбиоз корней с некоторыми грибами. Считают, что многим деревьям свойственно микотрофное питание. Микориза значительно распространена среди различных групп высших растений, как семенных, так и архегонияльных. Микотрофное питание характерно для многих, преимущественно многолетних трав. У однолетних растений микориза встречается относительно редко, у водных растений ее нет.

Облигатными микотрофами, т. е. растениями, которые нормально растут и развиваются лишь в присутствии грибов, являются орхидеи, вереск. У некоторых древесных растений (например, у дуба, граба, хвойных) микотрофия выражена значительно; это явление встречается среди трав, например у монотропы. Некоторые растения нормально развиваются без микоризы. К ним относятся акация, плодовые деревья. Значительная часть древесных растений составляет переходную группу между микотрофными и безмикотрофными. Микориза может быть полезна растениям, которые нормально развиваются и без нее (липа, береза, почти все кустарники).

Внешний вид и внутренняя структура микоризы сильно варьируют. Различают микоризу эктотрофную (внешняя), эндотрофную (внутренняя) и эктоэндотрофную (переходная). У древесных пород встречаются все типы микоризы, но чаще — внешняя и переходная (рис. 54).

Известно несколько десятков видов грибов, участвующих в образовании микоризы у различных растений. Они относятся к классу базидиомицетов; это главным образом представители гименомицетов и в отдельных случаях гастеромицетов. У неко-

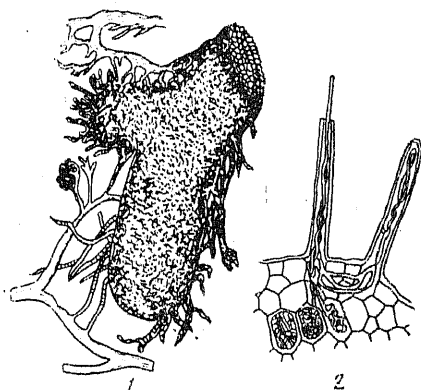


Рис. 54. Микориза:

1 — эктотрофная микориза на корнях бука (*Fagus*); 2 — эндотрофная микориза на корнях Вересковых (*Calluna vulgaris*).

ными грибами, и это, очевидно, имеет значение для лучшего роста древесных пород.

Симбиоз корней высших растений с грибами сложился исторически. Отпечатки грибных нитей ученые обнаружили еще у ископаемых, давно вымерших растений, так называемых псилофитов. Это явление развивалось, очевидно, на торфяных и перегнойных почвах, характерных для древней растительности. Азот на таких почвах может стать доступным для корней высших растений благодаря грибам, которые переводят его из белковых форм в аминокислоты. В клетках микоризных грибов обнаружено много сахарозы, а в клетках коры корня, где находится микориза, — много фосфора и калия. Широко известны съедобные грибы (в березовом лесу — подберезовик, в осиновом — подосиновик), которые тоже поселяются на корнях. Для определенных групп растений характерны и определенные виды грибов.

Впервые природа микоризы была установлена в 1882 г. профессором Ф. М. Каменским — выдающимся анатомом, систематиком и флористом. Изучая анатомию бесхлорофилльного растения *Monotropa hypopitys* и др., он сделал очень важное научное открытие — явление микотрофии.

Грибы, образующие микоризу у деревьев, распространены не везде и развиваются в условиях определенного биоценоза. Поэтому в практике лесонасаждений проводят инокуляцию саженцев микофлорой. Для этого берут почву с участков, на которых ранее росло растение, и добавляют ее в ямы при посадке деревьев и кустарников.

Существует несколько гипотез, объясняющих физиологическую роль микоризы. Многие ученые считают, что микроорганизмы снабжают высшие растения элементами минерального питания, различными органическими соединениями, включая и азотистые, способствуют регулированию водного режима и др. При наличии микоризы усиливается адсорбционная способность

корневой системы; микориза стимулирует и активизирует корневую систему высших растений, выделяя вещества типа биоса.

По данным В. Ф. Купревича, основным средством влияния корня или микоризы на почвенные частицы могут быть ферменты, выделяемые наружу, как это наблюдается у грибов, бактерий и других представителей гетеротрофных организмов. Простыми и точными опытами он показал способность корней, имеющих микоризу, ферментативно влиять на крахмал, целлюлозу, желатин и другие вещества. Помещая корешки растений с эктотрофной микоризой на различные питательные среды с крахмалом, целлюлозой и другими веществами, он наблюдал растворяющее действие выделений корня с микоризой на субстрат (крахмал превращается в сахар, целлюлоза гидролизуются и др.). Особенно высокой активностью характеризовались внеклеточные ферменты корней с разветвленной микоризой — сосны, ели, дуба, клена, частично березы, гречихи сахалинской. Меньшая активность наблюдалась у растений, имеющих преимущественно эндотрофную микоризу, когда основная масса мицелия была сосредоточена в клетках и в межклетниках корня.

Результаты исследования внеклеточных ферментов дают основание утверждать, что при эктотрофной микоризе грибы снабжают растения через корни органическими соединениями, которые они добывают из почвы. Кроме того, с помощью эктотрофной микоризы высшие растения получают необходимую для них влагу и весь комплекс элементов минерального питания. Усвоение высшими растениями органических веществ из почвы с помощью микоризы можно установить, выращивая их на соответствующих субстратах и в условиях, которые исключают фотосинтез.

Первое основательное исследование такого рода выполнил Ф. М. Каменский. Он провел интересный опыт с грушанкой (*Pirola minor*). Выращивая ее в атмосфере, лишенной  $\text{CO}_2$ , он сделал вывод, что некоторые растения, особенно произрастающие на гумусной почве, усваивают углерод не только с помощью листьев, но и через корни.

Микотрофизм — это усвоение высшими зелеными растениями при симбиозе с мицелием гриба зольных элементов и азота из среды, содержащей эти элементы питания в форме органического вещества, которое сохраняется в условиях анаэробнозиса. Поскольку грибы являются аэробными организмами, то существование их в условиях анаэробной среды возможно лишь в симбиозе с корнями растений, имеющими довольно хорошо развитую аэренхиму. Воздушные полости аэренхимы, соединяясь между собой, достигают устьиц. Растения с аэренхимой могут расти на заболоченных и задернелых почвах (многие злаки, осоки, хвощи).

Корневая система высших растений окружена так называемой ризосферой, т. е. почвой, которая непосредственно соприкасается с корнями растений. Она обогащена корневыми выделениями, отмершими корневыми волосками и служит питательной средой для бактерий, которые поселяются там. Установлено, что бактерий в ризосфере в сотни и тысячи раз больше, чем вне ее, поэтому почвенные процессы происходят в ней более интенсивно. Наибольшее количество микроорганизмов наблюдается на поверхности живых корней — так называемая бактериориза.

У микотрофных злаков процесс симбиоза более сложный и не ограничивается только микотрофизмом, а одновременно представляет собой и бактериотрофизм. Состав микроорганизмов, поселяющихся в ризосфере, непостоянен и зависит от состава и реакции корневых выделений, возраста растения и других факторов. Доказано, что при старении растения в его ризосфере преобладают бактерии и грибы, разрушающие целлюлозу.

Исследованиями, проведенными Институтом физиологии растений имени К. А. Тимирязева АН СССР, установлено, что при наличии в среде микроорганизмов в пасоке и корнях содержится большое количество органических соединений азота и фосфора. Установлено также, что продукты жизнедеятельности микроорганизмов, выделяемые в ризосферу, способствуют не только поглощающей, но и синтетической деятельности корневой системы.

Известно, что микроорганизмы образуют и выделяют наружу стимулирующие рост вещества, различные витамины, ферменты и ряд других соединений, способствующих поглощению веществ высшими растениями. Попадая в растительный организм, они могут активизировать рост корней и надземных органов, процессы обмена, дыхания, образования аминокислот и др. Следовательно, микроорганизмы ризосферы продуктами своей жизнедеятельности активизируют деятельность корневой системы растений.

## **ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ АЗОТОМ**

Среди органогенов азот занимает одно из важнейших мест. Значение его в жизни растений чрезвычайно велико. Без азота не могут синтезироваться белковые вещества, а без них не может образоваться и протопласт живой клетки.

Азота в растении меньше, чем углерода, водорода и кислорода, которые составляют до 95% сухого вещества растения. На азот приходится лишь 1—3%, однако без достаточного количества его в почве развитие растений невозможно. Вот по-

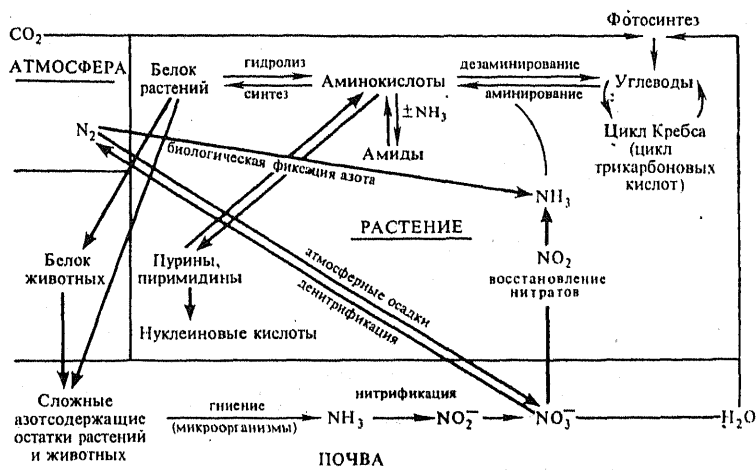


Рис. 55. Метаболизм азота.

чему вопрос об источниках азота для растений представляет большой интерес.

Низкая урожайность многих сельскохозяйственных культур чаще всего определяется недостатком именно азота. Для формирования урожая зерновых культур 2—3 т с 1 га необходимо 150—200 кг азота в форме доступных для растений соединений при общем количестве его в почве от 5 до 15 т на 1 га.

В атмосфере количество свободного молекулярного азота достигает 80%. Из соединений азота в атмосфере имеется незначительное количество паров аммиака, выделяющегося вследствие гниения органических остатков, а также окислов азота, образующихся при электрических разрядах во время грозы и выпадающих вместе с осадками. В почве азот содержится в виде органических и минеральных соединений — аммонийных солей и солей азотной кислоты. Органические соединения азота — это преимущественно белковые вещества и продукты их распада — аминокислоты (рис. 55).

В середине XIX в. французским ученым Ж. Буссенго, а затем и другими учеными было установлено, что свободный молекулярный азот недоступен для высших зеленых растений. Его опыты с подсолнечником (в один сосуд с прокаленным песком вносили азот, а в другой — нет) показали, что молекулярный азот для высших растений недоступен и без него растение не развивается (рис. 56). Было доказано, что весь необходимый азот растение получает из почвы.

Различают несколько видов соединений азота, а именно: органические соединения — азот органический, соли аммиака — азот аммиачный и соли азотной и азотистой кислот — азот нит-

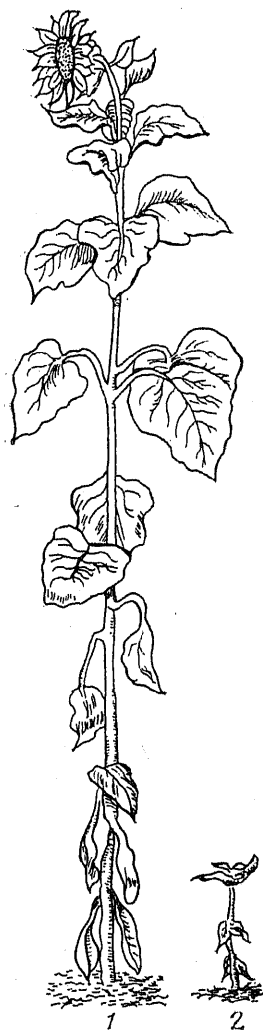


Рис. 56. Опыт Буссенго с выращиванием подсолнечника в песчаной культуре с селитрой (1) и без нее (2).

ратный. Различные формы азота, содержащиеся в почве, — основной источник этого элемента для питания растений.

Общее количество азота в почве незначительно. Так, в глубоком черноземе Лесостепи СССР содержится азота: общего — 0,3—0,4%, аммиачного — 0,002—0,004, нитратного — до 0,004%. В подзолистых, каштановых почвах его значительно меньше. Основная масса азота в почве — это органический азот; содержание аммиачного и нитратного азота невелико и на протяжении весеннего, летнего и осеннего сезонов значительно колеблется.

В практике сельскохозяйственного производства в почву обычно вносят навоз и различные компосты. В почве содержатся также органические остатки растений (корни, стебли), которые разлагаются до аммиачных и азотнокислых солей, определенная часть азота в ней сосредоточивается в виде органических соединений. Известно, что органические вещества в почве подвергаются разложению микроорганизмами, образующими различные продукты жизнедеятельности, которые усваиваются корневой системой растений. Поэтому вопрос, усваиваются ли органические формы азота высшими зелеными растениями, можно решить лишь с помощью метода стерильных культур.

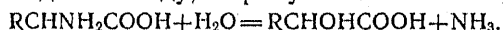
Стерильные культуры зеленых растений аналогичны применяющимся в микробиологии. Создают стерильную питательную среду, семена перед проращиванием также стерилизуют антисептиками, которые уничтожают все микроорганизмы, содержащиеся на их поверхности, но не убивают зародыш. Семена, а затем корневую систему растения помещают в среду, лишенную бактерий. Сосуд закрывают стерильной ватной пробкой. Надземная часть растения находится в обычных условиях. Опыты со стерильными культурами показали, что органические азотсодержащие соединения — мочевины  $\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}_2$  и ас-

парагин  $\text{CO}(\text{NH}_2) \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CHNH}_2 \cdot \text{COOH}$  легко усваиваются растениями, а аминокислоты — значительно труднее.

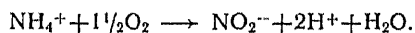
Опыты, проведенные Н. Г. Холодным и другими исследователями, показали, что к органическим соединениям, усваиваемым растениями, следует отнести и такие органические вещества почвы, как аминокислоты, органические фосфорсодержащие соединения, антибиотики, гуминовые кислоты, витамины, ауксины и др. Растениями не усваиваются белки, липиды и другие нерастворимые в воде соединения азота, которые входят в состав перегноя.

Из всех соединений, содержащихся в почве, лучшими источниками азота являются аммиачные соли и соли азотной кислоты (неорганические соединения). Азот и углерод, содержащиеся в навозе, органических остатках, могут использоваться растением после того, как под действием бактерий они превратятся в неорганические соединения. Таким образом, существует тесная связь между питанием зеленых растений и деятельностью почвенных микроорганизмов.

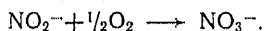
Процесс разложения белков, аминокислот, мочевины и других органических азотистых веществ в почве называется аммонификацией, а почвенные организмы, осуществляющие этот процесс, — аммонификаторами. Они обладают активными ферментами, способствующими быстрому разложению белков до аминокислот, которые дезаминируются с образованием  $\text{NH}_3$ . Часто наблюдается гидролитическое дезаминирование: аминокислоты, присоединяя воду, образуют оксикислоту и аммиак:



Минерализацию органического азота, начатую аммонификацией, завершает процесс нитрификации, осуществляемый хемосинтезирующими нитрифицирующими бактериями-аэробами *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. Нитрификация проходит в две стадии. Сначала нитритные бактерии (*Nitrosomonas*) окисляют  $\text{NH}_3$  до нитрита:



Во второй стадии нитратные бактерии (*Nitrobacter*) окисляют нитрит до нитрата:



Нитрифицирующие бактерии за счет энергии окисления могут усваивать  $\text{CO}_2$  атмосферы или карбонатов и использовать для синтеза органических веществ клетки. Интенсивность нитрификации является показателем плодородия почвы. В кислых и плохоаэрируемых почвах накапливаются аммонийные соли. В нейтральных почвах, имеющих комковатую структуру, где обеспечивается хороший доступ кислорода, преобладают нитраты.

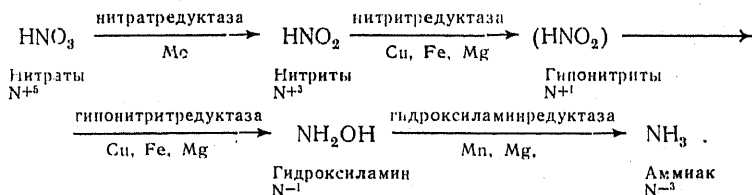
Корневая система растений способна непосредственно поглощать аммонийные и нитратные соли. Д. Н. Прянишников и его сотрудники доказали, что в питании растений аммонийные соли не уступают нитратным. В земледелии широко применяются также высокоэффективные жидкие азотные удобрения: 20—25%-ная аммиачная вода и углеаммиакаты.

Д. Н. Прянишников установил, что одним из важнейших условий использования аммонийных или нитратных солей является реакция среды: в слабокислой среде при pH 5 лучше усваиваются нитраты, и, наоборот, в нейтральной среде при pH 7 лучше поглощаются аммонийные соли. Для использования аммонийных солей необходимо достаточное количество углеводов в растениях, без которых задерживается превращение их в амиды, накапливается аммиак, действующий токсически на растение. При питании растений физиологически нейтральной солью ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) и реакции среды, близкой к нейтральной, лучше усваивается катион  $\text{NH}_4^+$ , чем анион  $\text{NO}_3^-$ , в этом случае соль будет физиологически кислой.

Таким образом, реакция среды имеет большое значение для усвоения растениями соединений, содержащих азот. Экспериментально доказано, что преимущественное поглощение аммонийных солей свойственно растениям, склонным к усиленному образованию органических кислот.

#### ПРЕВРАЩЕНИЕ АЗОТА ПРИ СИНТЕЗЕ БЕЛКОВЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

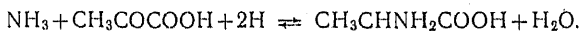
В растительном организме, согласно теоретическим и экспериментальным данным, процесс восстановления нитратов до аммиака катализируется ферментами флавопротеидами и активизируется металлами. Процесс этот сопровождается изменением состояния атома азота — его валентности. Ниже приводится схема восстановления нитратов в растении:



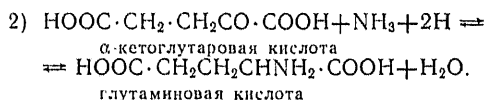
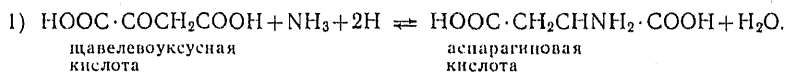
Аммиак, поглощенный растением в виде аммонийных солей или синтезированный в нем в результате восстановления нитратов, вступая в реакцию с кетокислотами, образует аминокислоты. На важность этой реакции указывал еще С. П. Костычев, который писал, что в растении прямое аминирование кетокислот аммиаком — это общий способ первичного построения



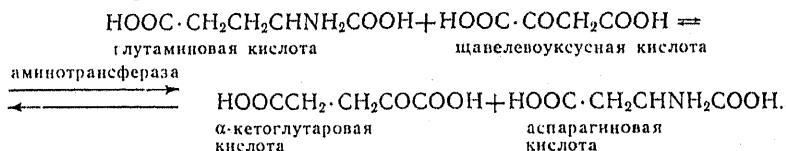
аминокислот. Действительно, этот путь синтеза аминокислот является основным, и, очевидно, таким путем в растении синтезируются все аминокислоты, например аланин из аммиака, пировиноградной кислоты и водорода под действием соответствующей ферментной системы:



Особенно легко аммиак реагирует с щавелевоуксусной и  $\alpha$ -кетоглутаровой кислотами:



Пировиноградная, щавелевоуксусная и  $\alpha$ -кетоглутаровая кислоты — важнейшие продукты превращения углеводов в организме растений и животных. Поэтому реакция образования аминокислот прямым аминированием кетокислот аммиаком имеет большое значение как путь, действительно связывающий обмен углеводов с обменом аминокислот и белков. Эта тесная связь определяется еще и тем, что дикарбоновые аминокислоты могут передавать свои аминные группы кетокислотам с помощью ферментативного переаминирования. Реакция переаминирования была открыта в 1937 г. советскими биохимиками А. Е. Браунштейном и М. Г. Крицман. Она заключается в межмолекулярном переносе аминокрупп с аминокислоты на кетокислоту, катализируется ферментами, которые называются аминотрансферазами. Обязательное условие действия аминотрансфераз — участие в реакции аминокислоты (аспарагиновой, глутаминовой и др.) и кетокислот (щавелевоуксусной,  $\alpha$ -кетоглутаровой и др.), например:

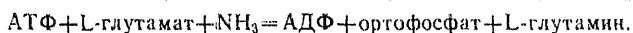


Так же происходит переаминирование глутаминовой и пировиноградной кислот под влиянием аминотрансферазы и образование аланина и  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты; аспарагиновая и пировиноградная кислоты образуют аланин и щавелевоуксусную кислоту.

В последнее время формируется представление о механизмах и путях синтеза аминокислот в зеленом листе. Так, считается, что только аланин, валин и ароматические аминокислоты

(фенилаланин, тирозин, триптофан) синтезируются изолированными хлоропластами, остальные аминокислоты образуются только после добавления к изолированным хлоропластам митохондрий и пероксисом и что существенный вклад в образование аминокислот на свету вносит фотодыхание.

С помощью  $^{15}\text{N}$  выявлено, что в хлоропластах ферментная система глутаматсинтетаза — глутаматсинтаза осуществляет основной путь ассимиляции аммиака в растении. Фермент глутаматсинтетаза (из класса лигаз) активизирует реакцию:



В результате такого механизма биосинтеза аминокислот определяется важная роль фотосинтеза в процессе синтеза белка в растении (Т. Ф. Андреева).

### ОСОБЕННОСТИ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

На корнях бобовых растений образуются клубеньки, в которых находятся бактерии, способные усваивать азот атмосферы, питаться им и обогащать почву этим элементом. Таким путем создаются лучшие условия для питания злаковых и других культур, которые высевают после бобовых (рис. 57).

Значение бобовых растений было обнаружено практиками еще задолго до открытия наукой причин, объясняющих это явление.

Памятники древней культуры свидетельствуют о широком использовании бобовых растений в Китае в V в. до н. э. Произведения писателей Древнего Рима Теофраста (III в. до н. э.), Вергилия (I в. до н. э.) также содержат сообщения о пользе бобовых растений. В Древнем Риме широко использовали смесь бобовых культур с другими растениями.

В 1837 г. Ж. Буссенго культивированием клевера и гороха на средах, содержащих мало азота, установил, что бобовые растения способны усваивать азот атмосферы. Он доказал, что в условиях стерильной почвы они не могут ассимилировать атмосферный азот. Несмотря на результаты таких опытов, этот вопрос все еще оставался нерешенным.

Русский ученый М. С. Воронин в 1865 г. установил, что в клубеньках на корнях бобовых растений (люпина) находятся мельчайшие тельца — бактерии. Роль их была выяснена в 1886 г. немецким ученым Г. Гельригелем, который доказал присущую им способность фиксировать атмосферный азот в клубеньках. В 1888 г. клубеньковые бактерии выделил в чистую культуру голландский исследователь М. Бейеринк и описал их под названием *Bacterium radicum* (род *Rhizobium*). В молодых клубеньках бактерии имеют вид мелких подвижных палочек; в клубеньках более позднего возраста они становятся не-

Рис. 57. Корень люцерны с клубеньками, содержащими *Bacterium radicola*.

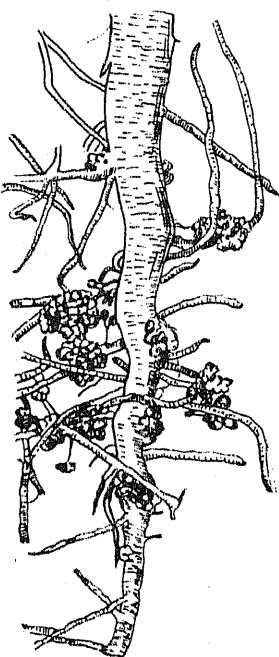
подвижными и приобретают ветвистую форму, известную под названием бактерондов. В бактероидах клубеньковых бактерий содержится полимер  $\beta$ -оксимасляная кислота — источник углерода.

На основании морфологических и физиологических различий клубеньковые бактерии подразделяют на две группы. Бактерии первой группы хорошо развиваются на средах с желатином и сахаром и образуют сильно раздутые бактероиды без выростов; бактерии второй группы не развиваются на средах с желатином, их бактероиды палочковидной формы.

Клубеньковые бактерии по специфичности и принадлежности к определенным родам и видам бобовых растений делят на десять видов (по Н. А. Красильникову): 1) бактерии люцерны и донника; 2) бактерии клевера; 3) бактерии гороха, вики, кормовых бобов, чины, нута; 4) бактерии люпина; 5) бактерии фасоли; 6) бактерии арахиса; 7) бактерии эспарцета; 8) бактерии сои; 9) бактерии лоха; 10) бактерии сераделлы.

Финский ученый А. Виртанен в клубеньках бобовых растений открыл три пигмента: красный, коричневый и зеленый. Красный пигмент оказался гемоглобином. Количество красного пигмента в клубеньках зависит от интенсивности света, а также от возраста бобового растения. В ясные солнечные дни клубеньки интенсивно краснеют. Эти пигменты способны к взаимному замещению. Открытие гемоглобина (леггемоглобин) в клубеньках доказывает единство происхождения растительного и животного мира.

Физиологические свойства клубеньковых бактерий представляют большой интерес. Они важны не только для распознавания бактерий, но и для определения их активности в процессах ассимиляции азота атмосферы, необходимого при практическом использовании клубеньковых бактерий в сельском хозяйстве (рис. 58). После того как удалось получить чистую культуру *Bacterium radicola*, прошло уже более 90 лет, однако до настоящего времени вопрос о способности этих бактерий усваивать атмосферный азот в чистой культуре окончательно не выяснен.



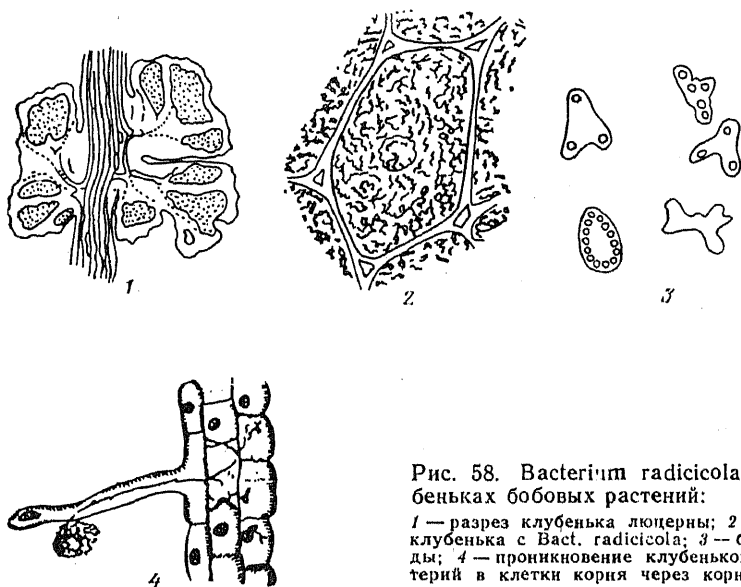


Рис. 58. *Bacterium radicicola* в клубеньках бобовых растений:

1 — разрез клубенька люцерны; 2 — клетка клубенька с *Bact. radicicola*; 3 — бактероиды; 4 — проникновение клубеньковых бактерий в клетки корня через корневой волосок.

Установлено, что источником углерода для клубеньковых бактерий являются органические соединения, среди которых важное место занимают углеводы из группы дисахаридов и моносахаридов. Для развития *Bacterium radicicola* в чистой культуре, кроме углеводов, необходимы зольные элементы и азот в связанной форме. Новейшими исследованиями установлено, что фиксация молекулярного азота является ферментативным процессом.

Из клубеньков сои и люпина получили бесклеточный азотфиксирующий экстракт, содержащий ферментную систему — нитрогеназу, которая была разделена на два компонента: в одном из них содержались железо и молибден, а в другом — только железо. Эти компоненты при объединении их в определенном соотношении катализировали фиксацию молекулярного азота (данные Института физиологии растений АН УССР).

Доказано, что азотфиксирующая активность препаратов фермента заметно повышается при добавлении некоторых веществ — активаторов ферментов, переносчиков водорода, акцепторов продуктов ферментативного синтеза и источников энергии; в качестве таких веществ применяли магний, молибден, биотин, пируват, аскорбиновую кислоту, АТФ. Установлено также, что нитрогеназы активны в анаэробных условиях, а леггемоглобин регулирует снабжение их кислородом.

В растительных клетках внутри клубенька в условиях затрудненного снабжения их кислородом леггемоглобин поддер-

Рис. 59. Соя выросшая на песчаной почве, не зараженной (слева) и зараженной (справа) клубеньковыми бактериями.

живает приток кислорода, достаточный для дыхания бактерий. А активно функционирующая оксидазная система в клетках клубенька обеспечивает достаточное образование АТФ, что позволяет активно фиксировать азот.

Клубеньки бобовых растений являются химическими фабриками, в которых процесс фиксации азота в определенные периоды не связан с ростом самих бактерий и с ассимиляцией фиксированного ими азота. Установлено, что до 90 % азота, фиксируемого в клубеньках, поступает в растение без включения в состав клеток бактерий или ткани клубеньков. Интенсивность азотфиксации клубеньковыми бактериями определяется фотосинтезом растения и генетическими особенностями бактерий. Связанный в клубеньках азот вступает в обмен веществ; далее, очевидно, осуществляются процессы аминирования и переаминирования, как это происходит с азотом, поступающим из почвы в корневую систему.

Значение клубеньковых бактерий в земледелии огромно. Если в почве содержатся активные специфические формы клубеньковых бактерий, способные вступать во взаимодействие с корневой системой данного бобового растения и ассимилировать атмосферный азот, то в симбиозе с этим видом они ежегодно усваивают свыше 100 кг атмосферного азота на 1 га. По подсчетам Д. Н. Прянишникова, 200 тыс. га клевера или 100 тыс. га люцерны дают за год столько же связанного азота, сколько иной химический комбинат.

Если на поле давно не выращивали бобовые культуры, нужно перед посевом инокулировать их семена соответствующими клубеньковыми бактериями (рис. 59). С этой целью



# 18. Влияние инокуляции на урожайность клевера (по С. И. Лебедеву)

Удобрение	Урожайность сена за два укоса		Урожайность семян	
	т с 1 га	% к контролю	кг с 1 га	% к контролю
Нитрагин	4,395	106	116	117
РК	4,959	120	123	124
Нитрагин + РК	6,227	150	154	156

семена слегка увлажняют, смешивают с бактериальным препаратом нитрагином и высевают в почву. Это дает прирост урожая более чем на 20%, способствует значительному накоплению азота в почве (табл. 18).

Однако следует отметить, что не весь азот, который содержится в урожае бобовых трав, взят ими из воздуха:  $\frac{1}{3}$  его поглощается корнями в виде минеральных солей из почвы. Только при хорошем развитии бобовые могут обогатить почву азотом и улучшить структуру ее за счет очень развитой корневой системы. Поэтому там, где бобовые травы дают низкие урожаи, возделывать их нецелесообразно.

Кроме клубеньковых бактерий, к азотпоглотителям относятся анаэробный микроорганизм *Clostridium pasteurianum* и аэробный *Azotobacter chroococcum*. Это свободноживущие в почве бактерии, способные ассимилировать молекулярный азот. Для связывания 20—50 кг азота на 1 га данными бактериями необходимо 1—5 т органического вещества типа углеводов при продуктивности азотфиксации 10—20 мг азота на 1 г углеводов. Основным источником органических веществ для этого процесса служат корневые выделения растений, растительные остатки в почве, навоз и зеленое удобрение.

Современные представления о механизме азотфиксации основываются на наиболее распространенной «аммиачной теории». Еще С. Н. Виноградский высказал мысль, что конечным продуктом связывания микроорганизмами молекулярного азота является аммиак. Такую точку зрения разделяют все исследователи. Однако до сих пор еще не выяснены промежуточные этапы превращения молекулярного азота в аммиак.

Считают, что существует два возможных пути превращения азота — восстановительный и окислительный. Доказательством служит тот факт, что при добавлении извне меченного тяжелым азотом гидразина клетки азотфиксаторов используют его. Согласно приведенной схеме (рис. 60), промежуточным продуктом может быть гидроксиламин  $\text{HONH}_2$  в незначительных концентрациях, который, вступая в реакцию с различными кетокислотами (пировиноградная,  $\alpha$ -кетоглутаровая и др.),

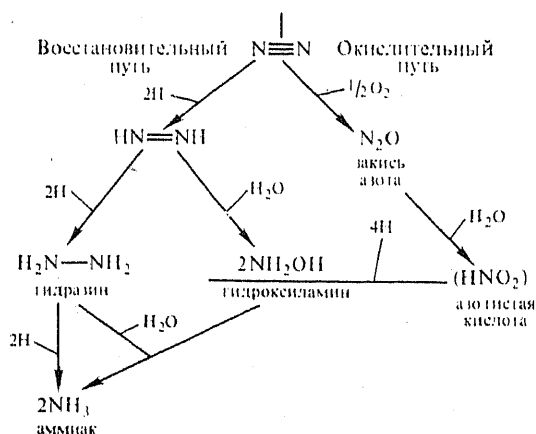
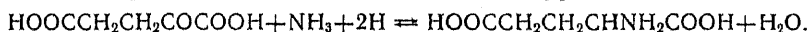


Рис. 60. Гипотетическая схема превращения азота при его биологической фиксации (по В. Л. Кретовичу).

образует окислы, включающиеся в обмен как вещества, менее токсичные, чем гидроксиламин. Кетокислоты также служат акцепторами аммиака.

Таким образом, наличие кетокислот — обязательное условие биологической фиксации азота. Участие их в этом процессе тесно связано с действием соответствующих ферментов дегидрогеназ, которые катализируют восстановительное аминирование кетокислот и дезаминирование аминокислот. Так, было доказано, что очень активный фермент глутаматдегидрогеназа азотобактера катализирует синтез глутаминовой кислоты из  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты и аммиака по уравнению



Дегидрогеназные системы ферментов считают очень активными как для свободноживущих азотфиксаторов, так и для азотфиксаторов-симбионтов. Интересно выяснить роль железосодержащих ферментов при наличии леггемоглобина в клубеньках бобовых растений. Доказано, что борная кислота активизирует усвоение молекулярного азота клубеньковыми бактериями, при этом наблюдается усиление окислительных процессов. Известно также, что для процесса азотфиксации микроорганизмам необходимы железо, молибден и кобальт. Считают, что металлы играют существенную роль в хемосорбции молекулярного азота, а затем и в последующих его превращениях.

Процесс хемосорбции молекулярного азота и его активация, как предполагают, осуществляются в митохондриях с участием окислительно-восстановительной ферментной системы.

В последние годы исследуется и развивается представление о механизме фиксации азота исходя из каталитических

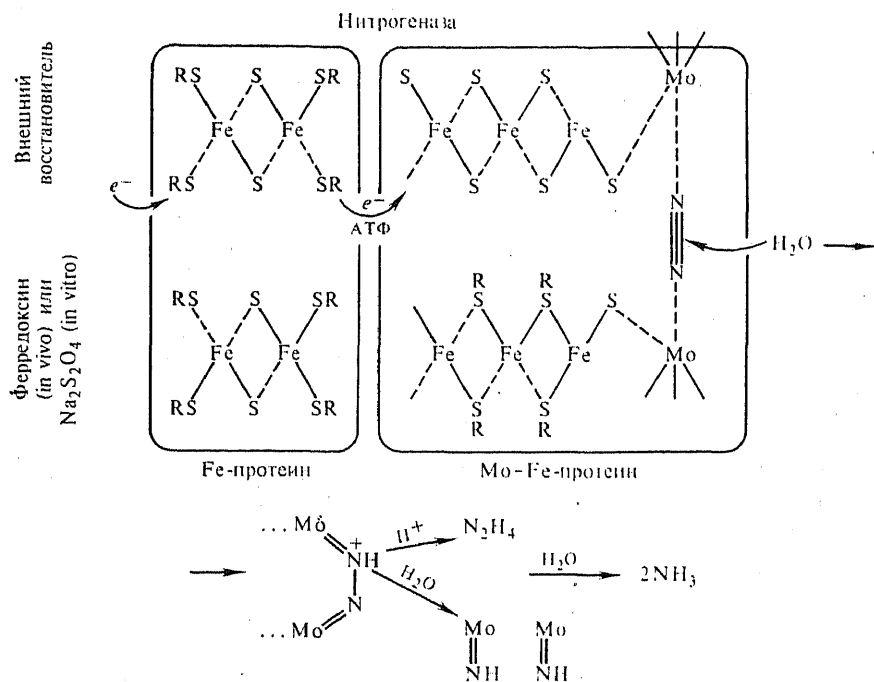
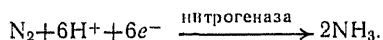


Рис. 61. Механизм действия нитрогеназы (по А. Е. Шилову).

свойств фермента нитрогеназы, катализирующего этот процесс. Первичная реакция, в которой фиксируется азот, может быть представлена следующей простой схемой:



Установлено, что у различных азотфиксаторов содержится одна и та же ферментная система — нитрогеназа, катализирующая превращение молекулярного азота в аммиак и сопряженную реакцию гидролиза АТФ.

Исследование показало, что нитрогеназа является типичным металлоферментом и содержит железо и молибден (рис. 61). Она состоит из двух белков-олигомеров: Fe-протеина и Mo-Fe-протеина. Для работы нитрогеназы нужны энергия в виде АТФ, поток электронов и водород. Источники энергии и доноры электронов у разных азотфиксаторов различные: у фотосинтетиков — фотосинтез, у анаэробов — брожение, у аэробов — дыхание.

А. Е. Шилов и Г. И. Лихтенштейн предложили четырехэлектронный механизм, где тройная связь  $\text{N} \equiv \text{N}$  переходит сразу в одинарную связь производного гидразина ( $\text{NH}_2\text{—NH}_2$ ). Было установлено, что энергия в очень прочной тройной связи рас-



пределена по связям неравномерно. Более половины всей энергии приходится на первую разрываемую связь, а две остальные связи сравнительно слабые. Таким образом, при разрыве сразу двух связей затрачивается меньше энергии, чем при разрыве одной связи.

Гидролиз аденозинтрифосфорной кислоты на границе двух протеинов повышает потенциал восстановителя. Электроны передаются от внешнего восстановителя к биядерному комплексу азота с трехвалентным молибденом, используются протоны воды; в первой стадии синтезируется производное гидразина  $N_2H_4$ .

Аммиак, образующийся в результате азотфиксации, усваивается микробной и растительной клетками и служит исходным материалом для синтеза аминокислот и белков. Этот синтез происходит с участием ферментов дегидрогеназ — глутаматдегидрогеназы, глутаматсинтазы и глутаминсинтазы. Аммиак является также фактором, регулирующим интенсивность азотфиксации и активность ферментов, катализирующих реакции его усвоения.

## **МИНЕРАЛЬНЫЕ УДОБРЕНИЯ И УРОЖАЙНОСТЬ**

Большое значение для пропаганды удобрений, изучения особенностей питания растений и их физиологии имели опыты К. А. Тимирязева, показанные в 1896 г. в «вегетационном домике» на Всероссийской выставке в Нижнем Новгороде (ныне г. Горький). К. А. Тимирязев отмечал, что только прямой и точный физиологический опыт может решить вопрос питания и удобрения. Он придавал большое значение минеральным удобрениям, относил их к числу внешних влияний, с помощью которых можно снизить непродуктивный расход воды растением. Вода при удобрении используется более продуктивно, на единицу израсходованной растением воды образуется больше сухой массы.

По инициативе Д. Н. Прянишникова в 1926—1930 гг. впервые в нашей стране были проведены исследования эффективности минеральных удобрений по зональным типам почв (табл. 19).

Данные таблицы свидетельствуют о том, что эффективность азотных, фосфорных и калийных минеральных удобрений неодинакова на разных почвах. Наивысшая отдача от внесения минеральных удобрений проявляется на первых трех типах почв; на мощных и обычных черноземах эффективность их средняя, и лишь на незначительной площади она может быть небольшой.

Для установления потребности в минеральных удобрениях определяют вынос элементов питания с урожаями сельскохо-

**19. Эффективность полного минерального удобрения на различных типах почв (данные географической сети опытов, по А. В. Соколову)**

Почва	Урожай- ность без удобрения	Урожайность при удобре- нии	Прирост уро- жайности
Дерново-подзолистые суглинки	100	212	112
Серые лесные почвы	105	210	105
Дегradированные и выщелоченные черноземы	118	231	113
Мощные черноземы	150	214	64
Обычные черноземы	143	218	75
Предкавказские, южные черноземы	103	152	49

Примечание. Для сравнения урожайность без удобрения принята за 100.

зяйственных культур на разных почвах и коэффициент использования  $N$ ,  $K_2O$ ,  $P_2O_5$  из удобрений. Считают, что использование растениями азота и калия из удобрений составляет 65—70%, а растворимых фосфатов — 35—40%.

Гранулированные удобрения имеют лучшие физиологические свойства, у них хорошая сыпучесть, они меньше слеживаются, чем порошкообразные удобрения, поэтому удобнее для рассеивания туковыми сеялками или для внесения одновременно с высевом семян. Гранулированные удобрения благодаря меньшему контакту с почвой не закрепляются в ней, не деградируют, как некоторые порошкообразные удобрения, например суперфосфат. Они лучше используются растением, особенно при внесении их одновременно с семенами. Например, 50 кг гранулированного суперфосфата на 1 га, внесенного вместе с семенами при посеве, дает такое же повышение урожайности зерновых культур, как и при рассеивании 200—300 кг порошкообразного с заделыванием его культиватором. В гранулированном с перегноем суперфосфате питательные вещества используются в 3—5 раз эффективнее по сравнению с обычным суперфосфатом. Таким образом, способы внесения удобрений тесно связаны с проблемой питания растений.

### **ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ**

Основоположник учения о рациональном питании растений К. А. Тимирязев писал, что для обеспечения урожая необходимо прежде всего знать потребности растения и уметь их удовлетворять. Питание — это сложный, многогранный и интегральный процесс, связанный с фотосинтезом, водообменом, усвоением минеральных веществ и дыханием растения, зависимый от комплекса экзогенных и эндогенных факторов.

Для усовершенствования существующих и разработки новых приемов эффективного использования минеральных удобрений, производство которых в нашей стране с каждым годом увеличивается, физиология растений и агрономическая химия разрабатывают теоретические вопросы питания растений, к которым относятся изучение механизмов поглощения и превращения элементов минерального питания корневой системой и взаимосвязь его с другими функциями растительного организма.

Для рационального и эффективного применения удобрений необходимо знать качественные и количественные индексы потребности растения в элементах минерального питания в онтогенезе для создания запланированного урожая, индексы степени плодородия почвы, возможные коэффициенты использования питательных веществ, находящихся в почве и вносимых с удобрениями, а также обеспеченность растений водой. Подсчитано, что для получения высоких урожаев с коэффициентом полезного действия фотосинтеза 4—5% необходимо в первую очередь сочетание двух условий: оптимального обеспечения водой и достаточно высокого обеспечения растений минеральным питанием, особенно азотом.

Растение в первые фазы развития использует главным образом запасы питательных веществ, имеющиеся в семени; прирост органического вещества в этот период обычно незначителен. В дальнейшем потребность растения в элементах питания быстро возрастает, и к периоду наиболее интенсивного увеличения его объема и массы использование зольных веществ и азота достигает максимума. Это совпадает с периодом цветения и завязывания плодов. С прекращением накопления органического вещества в растении наблюдается резкое снижение потребности его в элементах минерального питания и даже происходит обратный переход части их из растения в почву.

При разбросном внесении удобрений коэффициент использования их незначителен — в среднем  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ . Остальная часть удобрений обычно превращается в труднодоступные соединения; в условиях высокой влажности часть их вымывается, а при низкой они остаются неиспользованными. Следует иметь в виду, что большие дозы удобрений, особенно легкорастворимых, например калийных, могут создавать высокую концентрацию почвенного раствора, что задерживает прорастание семян и угнетает рост молодых растений. При внесении большого количества минеральных удобрений концентрация почвенного раствора может настолько повыситься даже при достаточной влажности, что почва начнет оттягивать воду из молодых проростков и они будут увядать.

Сочетание основного предпосевного внесения удобрений с дополнительным в виде подкормок дает возможность наибо-

лее полно обеспечить растения в соответствующие фазы развития элементами минерального питания. В начальный период развития растения в зависимости от степени плодородия почвы могут быть обеспечены припосевным (например, внесение в рядки) или гнездовым внесением удобрений.

Многочисленные исследования, передовой опыт и зарубежная практика свидетельствуют о том, что самым эффективным способом внесения минеральных удобрений является локальный с заделкой в почву. В ряде случаев применяют некорневые подкормки растений. Возможностью некорневого питания растений (через листья) интересовались давно. Первые работы в этом направлении относятся к началу прошлого века. В 1843 г. было установлено, что растение способно усваивать железо не только корнями, но и листьями, и стеблем. К. А. Тимирязев, изучая хлороз, установил, что если абсолютно бледный лист смочить солью железа, то через некоторое время на нем появятся зеленые пятна. Ж. Буссенго показал, что при нанесении на поверхность листа растворов солеобразных веществ, например сульфата кальция, они проникают в его паренхиму. И. В. Мичурин при появлении хлороза у плодовых деревьев обычно опрыскивал листья раствором железного купороса. Опыты Н. И. Сидорина показали, что усвоение железа только через листья может полностью удовлетворить потребность растения в этом элементе.

Некорневое внесение удобрений следует применять как способ дополнительного снабжения растений элементами минерального питания в период вегетации.

Теоретическое обоснование иногда применяемой предуборочной некорневой подкормки сахарной свеклы заключается в следующем. К моменту уборки в ее листьях содержится 3—4% сахара, что составляет около 16% запаса углеводов, накопленных растением. Сахар, содержащийся в листьях, не используется при производстве сахара. Необходимо перевести сахарозу, содержащуюся в листьях в предуборочный период, в корни. Для этого применяют некорневую подкормку калийно-фосфорными солями. Калий способствует общему повышению жизнедеятельности растения и при внесении в паренхиму листьев ускоряет передвижение органических веществ, в том числе и углеводов. Фосфорная кислота участвует в фосфорилизе, при котором она соединяется с молекулой углевода. Синтез и внутриклеточный распад углеводов могут происходить, очевидно, только при участии фосфорной кислоты. Как показали опыты И. В. Якушкина и М. Н. Эдельштейна, после предуборочной подкормки калийными и фосфорными удобрениями углеводы из листьев транспортируются в корни сахарной свеклы: через 2—4 дня после подкормки количество сахаров в листьях значительно уменьшается, а в корнях — увеличивается.

Некорневая подкормка зерновых культур азотом даже при высоких урожаях является эффективным способом повышения их урожайности. При некорневой подкормке озимой пшеницы 10—20%-ным раствором мочевины во время колошения увеличивается содержание клейковины и белка в зерне.

Синтетическая мочевина (карбамид) служит источником азота для растений, а также резервным соединением для образования уреидных форм азотных соединений (аллантииновой кислоты, аллантина и цитруллина), которые являются биологически активными веществами и положительно влияют на синтез аминокислот и белков. Амидный азот мочевины, попадая в растение, по-видимому, участвует в процессах азотного обмена аналогично аспарагину и глутамину без предварительного превращения мочевины в аммиак, причем мочевина включается в метаболизм (через орнитиновый цикл) с меньшим расходом энергии, чем при некорневой подкормке растений аммиачной селитрой.

Некорневую подкормку можно эффективно применять для воздействия на обмен веществ как в полевых условиях, так и в защищенном грунте.

Экспериментально доказано, что некорневой подкормкой можно также повысить устойчивость растений к вредителям. Например, массовое размножение тли на растениях может быть индикатором на повышенное содержание аминокислот в их тканях вследствие неблагоприятных условий питания, и в частности из-за недостатка калия, фосфора, отдельных микроэлементов и избыточного питания растений азотом. Отсутствие аминокислот в клеточном соке, которым питается тля, приводит к ее бесплодию. Биохимический состав клеточного сока тканей растений можно изменить некорневой подкормкой макро- и микроэлементами и таким образом повысить устойчивость растений к тле.

Установлена возможность использования мембраноактивных соединений типа ионофоров (валиномицина, грамицидина, нистатина и др.) для регуляции интенсивности ионных потоков в растениях. С помощью веществ этого типа можно повысить эффективность применяемых удобрений и урожайность.

Одним из таких соединений является диметилсульфоксид (ДМСО)  $(\text{CH}_3)_2\text{SO}$ . Опрыскивание надземных частей растений пшеницы раствором ДМСО заметно повышало поглощение корнями  $^{32}\text{P}$  и передвижение его в стебли и листья. Обработка растений сахарной свеклы в полевых условиях 2,5—5%-ным раствором ДМСО способствовала усилению поглощения и транспорта фосфатного и нитратного анионов и активизации оттока ассимилятов из листьев в корнеплоды. В результате урожайность корнеплодов увеличилась на 3—6 т с 1 га, сбор сахара — на 0,5—1 т с 1 га.

## ЛИСТ КАК ОРГАН ИНТЕГРАЛЬНОЙ ИНФОРМАЦИИ О ПИТАНИИ РАСТЕНИЯ

Между морфологическими признаками листьев (окраска, расположение, длина, площадь, масса), изменением химического состава органов, тканей и интенсивностью биохимических процессов в них существует тесная связь. Первыми по времени происходят химические изменения, поэтому они могут быть физиологической основой листовой диагностики (табл. 20). Для этого определяют так называемые «критические» уровни содержания элементов минерального питания в листьях и их оптимальное соотношение.

Под «критическим» уровнем понимается такая концентрация элементов минерального питания в растении, его органах и тканях, которая в данных условиях уже не дает прибавки урожая и является оптимальной. Например, для черноземов Омской области установлены «критические» уровни питания яровой пшеницы, которым соответствует содержание в листьях в конце цветения: N — 2,6—3%;  $P_2O_5$  — 0,52—0,6;  $K_2O$  — 2,8—3%. Наблюдается прямая зависимость между содержанием общего азота в верхних листьях в фазе цветения и содержанием общего азота в зерне (Н. К. Болдырев).

Существуют полевые лаборатории для качественного тканевого анализа (по цветным реакциям выжатого сока) потребности растений в азоте, фосфоре, калии, магнии и хлоре (сумка

### 20. Признаки недостаточности элементов минерального питания в растении

Элемент	Симптомы
Азот	Бледно-зеленая окраска и пожелтение листьев, слабый рост растений и раннее опадание листьев, пониженное кущение злаков
Фосфор	Темно-зеленая, голубоватая окраска листьев, появление красных, пурпурных оттенков; темный, иногда почти черный цвет листьев при засыхании
Калий	Пожелтение или побурение, отмирание ткани либо закручивание книзу по краям — краевой запал листьев; морщинистость листьев
Кальций	Повреждение и отмирание верхушечных почек и корней
Сера	Бледно-зеленая окраска листьев без отмирания их
Магний	Посветление листьев, связанное с недостаточным образованием хлорофилла; изменение окраски листьев из зеленой в желтую, красную, фиолетовую у краев и между жилками
Железо	Появление равномерного хлороза между жилками листа, бледно-зеленая и желтая окраска листьев без отмирания ткани
Бор	Отмирание верхушечных почек, корешков и листьев; отсутствие цветения; опадание листьев
Медь	Хлороз и побеление кончиков листьев, пустозерность

К. П. Магницкого, прибор Г. С. Давтяна и др.). В. В. Церлинг разработан экспресс-метод анализа срезов свежеснятых черешков, стеблей и других органов на содержание в растениях нитратов, ортофосфатов и калия и на основе его создан полевой прибор.

## ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ ПРИ ОРОШЕНИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Для выращивания высоких урожаев при орошении необходимо периодически вносить удобрения, растворяя их в поливной воде, т. е. давать подкормки (табл. 21). Предусматривая равномерное обеспечение растений водой на протяжении вегетационного периода, следует иметь в виду, что неоднократные поливы наиболее благоприятны, но при этом нужно устанавливать не очень высокие нормы, поскольку лишняя вода приводит к нежелательным последствиям. Вода может опускаться в нижние почвенные горизонты раньше, чем будет использована растением, что приводит к уплотнению и заболачиванию почвы, а это резко ухудшает ее физические и химические свойства, вследствие чего создаются неблагоприятные условия для развития растений. Кроме того, вода, проникая в более глубокие слои почвы, содержащие большое количество растворенных солей, вызывает их передвижение с восходящим током в верхние горизонты — пахотный слой, что приводит к засолению

21. Влияние минеральных удобрений и орошения на фотосинтетическую деятельность, урожайность и расход воды посевами озимой пшеницы (сорт Безостая 1)

Вариант	N <sub>60</sub> P <sub>60</sub> K <sub>45</sub>							N <sub>60</sub> P <sub>120</sub> K <sub>45</sub>		
	Площадь листьев (21/V), тыс. м <sup>2</sup> /га	Поглощено ФАР (20/V), кДж/га. за 1 мин	Чистая продуктивность фотосинтеза (21/31V), г/м <sup>2</sup> в сутки	Урожайность зерна, т с 1 га	Содержание белка в зерне, %	Расход воды из трехметрового слоя почвы на 1 т зерна, т		Урожайность зерна, т с 1 га	Содержание белка в зерне, %	Расход воды из трехметрового слоя почвы на 1 т зерна, т
Без полива	10,5	30,3	34,0	2,59	8,32	838		2,80	12,04	731
Влагозарядка (1200—1500 м <sup>3</sup> на 1 га)	12,5	29,0	34,7	4,29	10,72	757		4,78	12,43	787
Влагозарядка + вегетационные поливы, 70% НВ	26,2	49,8	19,3	5,02	11,97	716		6,47	12,43	651
Влагозарядка + вегетационные поливы, 80% НВ	33,5	51,1	13,9	5,75	12,43	929		6,98	12,60	791

почвы. При неправильном использовании поливной воды засоление часто является следствием орошения.

Следовательно, схему орошения нужно строить так, чтобы на протяжении межполивного периода растение не ощущало недостатка воды, но и чтобы не было избыточных поливов. Для определения времени полива необходимо руководствоваться данными наблюдений за влажностью почвы, а также за физиологическим состоянием растений, за их потребностью в воде. Для этого можно использовать следующие показатели: степень открытия устьиц, концентрацию клеточного сока, величину сосущей силы. С уменьшением содержания воды в растении устьица открываются меньше, что является одним из показателей величины сосущей силы в листьях.

### **ВЫРАЩИВАНИЕ РАСТЕНИЙ БЕЗ ПОЧВЫ. ГИДРОПОНИКА**

В последние годы в нашей стране и за рубежом в условиях защищенного и открытого грунта получил распространение способ выращивания растений (овощей, цветов и зеленых кормов) на водных питательных растворах. Культивирование растений в теплицах на питательных растворах (без почвы) называется гидропоникой.

Выращивая растения в условиях защищенного грунта на заменителях почвы при достаточном по интенсивности и спектральному составу света освещении и снабжении углекислым газом, можно создать наилучшие условия для произрастания. В качестве искусственной среды для выращивания растений применяют гранитный щебень, гравий, керамзит, перлит и др. Удельная поверхность у заменителей почвы очень мала, поэтому емкости поглощения у них почти нет.

В нашей стране производственное выращивание овощей на питательных средах с инертным твердым субстратом организовано в Ленинградской, Московской, Киевской областях, в Крыму и др. На Киевской овощной фабрике построены гравийные теплицы корытного типа. С помощью автоматического устройства питательный раствор по системе труб из резервуара (20 м<sup>3</sup>) подают в субстрат. Раствор поступает в корыто снизу и после увлажнения искусственной среды стекает снова в резервуар.

Наполнение секций теплицы раствором и его стекание в резервуар происходит в течение 30—40 мин.

Среда для выращивания растений в искусственных условиях без почвы должна отвечать следующим требованиям: иметь малую емкость поглощения и непрерывно снабжать корни водой и растворенными в ней питательными веществами, быть твердой опорой для поддержания растений в вертикальном положении, содержать достаточное количество кислорода для



нормального дыхания корневой системы при полном насыщении водой.

Приведем для сравнения соотношение твердой, жидкой и воздушной фаз в разных средах (по Б. С. Мошкову). В супесчаной почве твердая фаза составляет около 50%, вода — 35, воздух — 15%, в кварцевом песке — соответственно 60, 38 и 2%, в мелком гравии — 60, 10 и 30%. В раздробленном керамзите на твердую фазу приходится лишь 20%, на воду — 25, на воздух — 50—55%. Керамзит — очень ценный субстрат для выращивания растений. Он является хорошей опорой для растения, корневая система легко проникает в него.

Уровень питательного раствора поддерживают на 3—4 см ниже поверхности субстрата. При поступлении питательных растворов в корыто методом затопления поверхность субстрата должна оставаться сухой, что исключает появление на ней водорослей и плесени. Подача раствора указанным методом снижает потерю воды на испарение и обеспечивает постоянную его концентрацию. При поступлении питательных растворов снизу вверх происходит временное (на 10—15 мин) вытеснение воздуха, содержащегося в порах субстрата, но при стекании раствора все пространство между частицами субстрата снова заполняется воздухом. Питательный раствор образует вокруг частиц субстрата водные пленки — чехлы, в которых растворены минеральные вещества. Достаточное количество воздуха и питательных веществ в зоне корневой системы обеспечивает быстрое их поступление и усвоение растениями.

Частота подкормок зависит от величины частиц инертного субстрата, времени года, погоды и фаз развития растений. На Киевской овощной фабрике в период высадки рассады раствор подают дважды в день. По мере роста культур число подач раствора возрастает до 4—5 раз с интервалом 3—4 ч. Питательные растворы при такой системе подачи используются 7—8 дней, затем периодически (раз в неделю) проводят полный химический анализ раствора и следят, чтобы его состав соответствовал рецепту. Обычно полностью заменяют раствор раз в месяц. Чтобы избежать засоления субстрата, его перед подачей нового раствора промывают чистой водой.

Рецептов питательных растворов для выращивания растений без почвы много. Большинство из них составлены из чистых химических препаратов. В. А. Чесноков и Е. Н. Базырина предложили следующую рецептуру для выращивания огурца и томата без почвы:

*макроэлементы, г на 100 л воды*

нитрат кальция	500	аммиачная селитра	160
калийная селитра	400	сульфат магния	230
фосфат калия (одноосновной)	140	» аммония	130

*микроэлементы, г на 1000 л воды*

хлорид железа	6,0	сульфат цинка	0,06
борная кислота	0,72	» медн	0,02
сульфат марганца	0,45		

На Киевской овощной фабрике для выращивания томатов успешно используют растворы, приведенные в таблице 22.

Микроэлементы добавляют из расчета (г на 1000 л воды): хлорид железа — 6, борная кислота — 1,5, сульфат марганца — 0,5, сульфат меди — 0,1, сульфат цинка — 0,1, нитрат кобальта — 0,1. Для этих растворов широко используют технические соли.

Опыты показали, что состав питательных смесей нужно изменять в зависимости от фазы роста и развития растений и от времени выращивания (зимне-весенний или осенне-зимний период).

После образования на растении огурца одного-двух настоящих листьев формирование листового аппарата значительно усиливается. В это время особенно важно наличие в питательном растворе азота. Перед цветением увеличивается потребность растений огурца в азотно-калийном питании. Установлено, что при обильном плодоношении листья нижних ярусов значительно быстрее стареют, если в растворе преобладает аммиачная форма азота. Для обеспечения более длительного плодоношения в питательный раствор на одну часть аммонийного азота нужно включать две и более части нитратного.

**22. Питательные растворы для выращивания томата на гидропонике, г на 1000 л воды**

Удобрение	Фаза роста и развития томата				
	во время посадки	период усиленного роста	массовое цветение и завязывание плодов	период плодоношения	конец плодоношения

*Зимне-весенняя культура*

Аммиачная селитра	180	224	224	224	224
Калийная »	500	720	720	90	576
Суперфосфат	272	432	592	752	800
Калийная соль	—	—	37	84	—
Сульфат магния	500	500	500	500	500
Фосфорная кислота	170	170	170	170	—

*Осенне-зимняя культура*

Аммиачная селитра	180	240	224	160	—
Калийная »	576	576	576	720	840
Суперфосфат	150	400	500	640	1220
Калийная соль	—	—	140	230	140
Сульфат магния	260	400	500	620	400
Фосфорная кислота	170	170	170	170	—

При осенне-зимнем выращивании томата рекомендуется уменьшать содержание аммонийного азота в растворах и увеличивать количество сульфата магния и сульфата калия. Опыты с использованием растворов, содержащих различное количество и имеющих разное соотношение аммонийного и нитратного азота, показали, что наибольший урожай томата в осенне-зимний период получают при использовании раствора, в котором было больше нитратного азота.

В процессе использования растворов нужно следить за изменением pH, который необходимо поддерживать на уровне 6,2—6,4.

При использовании питательных растворов с повышенным содержанием аммонийного азота (до 80—100 мг в 1 л) целесообразно вносить в питательный раствор глутаминовую кислоту (3 г на 1000 л). По данным Е. А. Яспиковой, введение на Киевской овощной фабрике в питательный раствор глутамата предотвращает отравление растений аммиаком, повышает урожайность томата (на 20%), улучшает качество плодов (снижается кислотность, повышается содержание витамина С, увеличивается отношение сахара к кислоте).

При выращивании растений в теплицах стараются создать определенный микроклимат. Томат выращивают при температуре воздуха 18—20 °С в солнечные дни и 16—18 °С в облачные, ночью 14—16 °С. В период цветения ее повышают на 2—4 °С; при созревании плодов температуру поддерживают на уровне 26—28 °С и относительную влажность воздуха 60—70%. Огурец выращивают при относительной влажности воздуха 80—90%, температуре днем 22—24 °С, ночью 20—22 °С, температура питательного субстрата должна быть 25—26 °С.

Опыты Б. С. Мошкова показали, что фотосинтез у растений томата (очевидно, и у других растений) происходит почти на одинаковом уровне при слабом освещении и высокой температуре и при сильном освещении и пониженной температуре воздуха.

Для выращивания больших урожаев овощей в теплицах содержание углекислого газа в воздухе должно быть 0,3—0,5%. Определение количества CO<sub>2</sub> в воздухе гидропонных теплиц показало, что днем оно часто снижается до 0,01%. В этом случае его добавляют из специальных баллонов.

Выращивание растений без почвы — перспективный метод. Он обеспечивает более раннее созревание овощей, повышение урожайности и снижение себестоимости продукции, так как исключаются затраты на заготовку почвы, очистку теплиц, полив, рыхление.

При гидропонном способе выращивания растений метаболизм корневой системы усиливается за счет дифференцирован-

ного питания в течение вегетационного периода и создания необходимого воздушного режима (концентрация  $\text{CO}_2$ , температура) и освещения.

В Институте физиологии растений имени К. А. Тимирязева АН СССР разрабатывается способ выращивания растений без жидкой среды — аэропоника. Растения в этом случае закрепляют на специальной установке, в которой корневая система через каждые 10 мин в течение 5—7 с автоматически опрыскивается питательным раствором. При таком способе выращивания томата ускоряется развитие растений и повышается их продуктивность.

## ТЕОРИЯ ИНТЕГРИРОВАНИЯ ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

Свойство автотрофности зеленых растений, рассмотренное в разделах «Фотосинтез» и «Минеральное питание», свидетельствует о том, что для познания процесса питания и прикладных целей необходимы системный подход и знание процессов ассимиляции и диссимиляции в растительном организме.

Известно, что при фотосинтезе и минеральном питании растений, этих двух взаимосвязанных автотрофных процессах, происходят поглощение и ассимиляция органогенов С, О, Н, N, P, S и других элементов (металлов и неметаллов) и синтез углеводов, белков, липидов и веществ вторичного происхождения (органические кислоты, гликозиды, фенольные соединения, алкалоиды, каучук и др.), т. е. синтез органических веществ. Установленные закономерности и корреляционные зависимости между световым и углеродным питанием (фотосинтез), транспирацией, дыханием, минеральным питанием и урожайностью составляют основу теории объединения воздушного и минерального питания растений как интегрального процесса. Поэтому для протекания в растениях эффективного продукционного процесса необходимы следующие условия:

- оптимальный уровень обеспеченности растения всеми необходимыми элементами питания;

- оптимальное соотношение элементов минерального питания в почве или в искусственном субстрате в течение вегетации;

- высокий уровень энергетического обеспечения (световое питание);

- оптимальное соотношение фотосинтеза и дыхания;

- сохранение относительного постоянства обводненности листьев — гомеостаз.

Эти составляющие продукционного процесса могут быть выражены уравнением

$$K = \frac{Wh}{Ev},$$

где  $K$  — коэффициент водообеспеченности;  $W$  — количество воды, доступной для транспирации;  $h$  — скрытая теплота испарения, Дж (2450 Дж на 1 г воды при 20 °C);  $E_v$  — лучистая энергия, поглощенная растением, Дж.

При достаточно высоком обеспечении растений минеральным питанием, и особенно азотом, коэффициент будет близким к 1, а КПД фотосинтеза равен 4—5% (А. А. Ничипорович).

Расчет доз удобрений может быть произведен по балансовой схеме по формуле, предложенной И. С. Шатиловым и М. К. Каюмовым:

$$D = \frac{100B - PK_{\pi}}{K_y C_y},$$

где  $D$  — доза удобрения, кг/га;  $B$  — вынос элемента минерального питания с урожаем, кг/га;  $P$  — содержание доступной формы питательного вещества в почве, кг/га;  $C_y$  — содержание питательного вещества в удобрении, %;  $K_{\pi}$  — коэффициент использования питательного вещества из почвы, %;  $K_y$  — коэффициент использования питательного вещества из удобрения, %.

Теория интегрирования питания растений должна служить основой при разработке и реализации интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур.

## О ГЕНЕТИКЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Физиолого-биохимические исследования усвоения элементов питания растениями привели к необходимости изучения генетики минерального питания. Этому вопросу был посвящен ряд симпозиумов и конференций (СССР, 1968; Югославия, 1983, 1985; США, 1985). Результаты исследований свидетельствуют, что на основе знаний генетической специфики минерального питания сортов сельскохозяйственных растений можно существенно повысить эффективность действия удобрений и окупаемость их урожаем. Показано, что не столько размеры корневых систем, сколько прежде всего их генетически обусловленная поглотительная и синтетическая активность, скорость оттока ассимилятов и отзывчивость сортов на заданный уровень NPK обеспечивают высокие коэффициенты поглощения элементов минерального питания и их ассимиляцию. При испытании реакции ряда сортов яровой пшеницы, ячменя, гороха, сои, гречихи и картофеля на NPK установлено (Э. Л. Климашевский, 1986), что в среднем за 5—8 лет так называемые агротехнически перспективные сорта (АПС) обеспечивали прибавку урожая на 97% (зерновые — на 14,4 ц/га, картофель — на 127 ц/га), тогда как агротехнически неперспективные (АНПС) — только на 22% (соответственно 5 и 46 ц/га). В первом случае коэффициент использования NPK был в 2 раза больше, а затраты на производство 1 ц дополнительной продукции АПС всех культур составили 1,4, АНПС — 4,2 руб. При этом АПС имеют более

стабильную продуктивность в разные по погодным условиям годы. Было также выявлено, что растения озимой пшеницы сорта Харьковская 63 очень чувствительны к недостатку азота и фосфора, а растения сортов Мироновская 808 и Краснодарская 39 — только к фосфору. Таким образом, разработка интенсивных, энергосберегающих технологий в растениеводстве и правильное построение систем удобрения невозможны без учета генетико-физиологической специфики поглощения и усвоения ионов растениями. Поэтому наряду с физиолого-биохимическими аспектами минерального питания растений необходимо изучение их генетически обусловленных физиологических свойств, обеспечивающих высокую степень поглощения и метаболизма ионов.

Ставится также задача разработать физиолого-генетические модели для создания агротехнически перспективных сортов с определенными параметрами корневого питания, с такими индексами, как ионообменная емкость и фонд активных генов корневой системы, активность ферментов (например, нитрат-редуктазы, фосфатазы и др.) и индексы системы источник — акцептор ассимилятов и др.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Каков механизм поглощения элементов корневого питания?
2. При какой реакции среды преобладает катионный, а при какой анионный обмен?
3. Какие макро- и микроэлементы способны к реутилизации?
4. Какова диалектическая взаимосвязь между фотосинтезом, дыханием и корневым питанием растений?
5. Какова роль почвенной микрофлоры и микоризы в корневом питании растений?
6. Как используются нитраты и сульфаты автотрофными растениями?

## **ОБМЕН И ТРАНСПОРТ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИЯХ**

Обмен веществ, или метаболизм,—это закономерный порядок превращения веществ и энергии в живых системах. Обмен веществ, происходящий в организме, и организма с окружающей внешней средой—совокупность всех химических реакций, направленных на самоорганизацию и самовоспроизведение; это важнейшее свойство жизни и неперенный ее признак.

Растительные организмы как открытые термодинамические системы находятся в состоянии непрерывного взаимодействия с окружающей средой. Поступившие в растение неорганические вещества в процессе ассимиляции и диссимиляции превращаются в органические, которые, участвуя в дальнейших реакциях, определенным образом организованных во времени и пространстве, образуют целостную отрегулированную систему превращения веществ и энергии, сложившуюся в результате длительной эволюции.

Обмен веществ в клетках, тканях, органах и целостном растительном организме представляет собой огромное число физических и химических реакций, находящихся в состоянии непрерывного взаимодействия между собой, а также с окружающей средой; их упорядоченность, целенаправленность и скорость достигаются благодаря биокатализаторам-ферментам, механизмам регуляции и подчиняются законам термодинамики.

Синтезированные важнейшие первичные органические соединения: углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, аминокислоты, органические кислоты—находятся в каждой растительной клетке и интенсивно превращаются в процессе основного обмена веществ. Наряду с этим существуют локально синтезируемые и медленно перемещаемые вторичные вещества, образующиеся в процессах вторичного обмена (например, гликозиды, алкалоиды, сапонины). Они, как правило, не являются ни источниками энергии, ни запасными веществами.

### **ПРЕВРАЩЕНИЕ УГЛЕВОДОВ**

Физиологические и биохимические процессы в зеленом растении тесно связаны с углеводами. Они составляют 75—80% сухого вещества растительного организма и служат основным

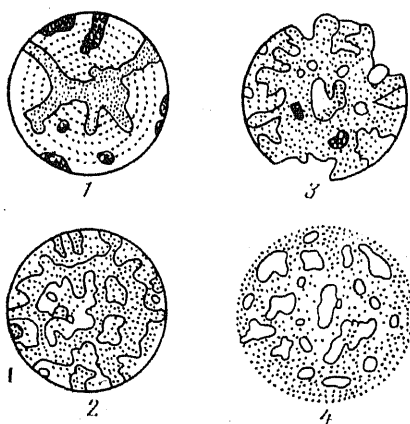


Рис. 62. Последовательное «разъедание» крахмального зерна эндосперма злаков ферментом амилазой:

1 — крахмальное зерно в начале прорастания семени; 2, 3 — крахмальное зерно в период образования coleoptilya; 4 — крахмальное зерно при полном прорастании семени.

питательным и скелетным материалом клеток и тканей растения.

В прорастающих семенах и пробуждающихся почках происходят процессы мобилизации запасных веществ. Наиболее

характерная черта этих процессов — распад сложных запасных веществ на более простые. Полисахариды распадаются на моносахариды, жиры — на жирные кислоты и глицерин, белки — на аминокислоты и аммиак. Эти реакции проходят с присоединением воды и относятся к типу гидролитических.

Крахмал на 96,1—97,6% состоит из полисахаридов двух типов — амилозы и амилопектина, различающихся своими физическими и химическими свойствами. В крахмале содержатся фосфорная кислота (до 0,7%) и некоторые высокомолекулярные жирные кислоты (пальмитиновая, стеариновая и др.).

Крахмал — основное запасное вещество большинства растений. В прорастающих семенах под микроскопом можно наблюдать «разъедание» крахмальных зерен (рис. 62) — это процесс гидролитического распада полисахаридов на моносахариды.

Известно, что охлажденный при 1—2°C картофель приобретает сладковатый привкус. У него гидролиз крахмала происходит при пониженной температуре, дыхание в этом случае угнетается, вследствие чего сахаров используется меньше. Таким образом, в клубнях проходит односторонний процесс — гидролиз крахмала до гексоз и их накопление. В охлажденных клубнях, помещенных в условия комнатной температуры, процесс дыхания возобновляется, расход сахара увеличивается и сладкий привкус исчезает. Мучнистый вкус семян благодаря большому количеству крахмала сменяется при прорастании сладковатым вследствие накопления в них глюкозы.

Превращение крахмала в сахар происходит под влиянием фермента амилазы. Более детальное изучение фермента показало, что это смесь двух ферментов —  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы, которые действуют параллельно и расщепляют крахмал до декстринов и мальтозы.

Еще недавно считали, что амилоза имеет строго линейное строение ( $\alpha$ -1,4-связь между глюкозными остатками). В настоя-



щее время установлено (Б. Н. Степаненко), что амилоза пшеницы, картофеля и других растений слабо разветвлена. Точками ветвления в амилозе, как и в амилопектине, являются  $\alpha$ -1,6-глюкозидные связи. Оказалось, что  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы по-разному действуют на молекулу крахмала (рис. 63).

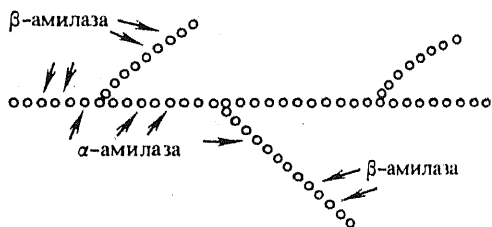


Рис. 63. Схема действия  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы на молекулу крахмала.

Так,  $\beta$ -амилаза расщепляет каждую вторую связь  $\alpha$ -1,4 со всех концов молекулы крахмала до точек ветвления. В результате образуются мальтоза и высокомолекулярные декстрины ( $\beta$ -декстрины). Фермент  $\alpha$ -амилаза расщепляет связь  $\alpha$ -1,4 не только до мест ветвления, но и между ними. Образуются мальтоза и низкомолекулярные декстрины ( $\alpha$ -декстрины), а также небольшое количество глюкозы. Таким образом, под влиянием  $\alpha$ -амилазы накапливается больше декстринов;  $\beta$ -амилаза способствует образованию большого количества мальтозы. Фермент мальтаза расщепляет мальтозу на две молекулы глюкозы, из которых она состоит.

Количество амилазы в семени, находящемся в состоянии покоя, незначительно, но с прорастанием оно возрастает. Центром образования амилазы, например, в зернах пшеницы или кукурузы являются зародыш, в частности его щиток, а также алейроновый слой, окружающий эндосперм. Образующиеся ферменты  $\alpha$ -амилаза и  $\beta$ -амилаза диффундируют в ткани эндосперма и вызывают расщепление крахмала. Осахаривание крахмала в эндосперме идет до конца только в том случае, когда он находится в тесном контакте с молодым побегом, который непрерывно поглощает и использует сахар, образующийся при гидролизе.

Наряду с гидролитическим распадом крахмала существует и другой тип его расщепления — фосфоролитический под действием растительной фосфорилазы (Р-фермент из класса трансфераз), осуществляющей ступенчатый перенос остатков глюкозы молекулы крахмала на неорганический фосфат. В результате образуется глюкозо-1-фосфат.

Под действием фермента цитазы растворяется гемицеллюлоза. Этот фермент в более или менее чистом виде можно получить из семян люпина или косточек финиковой пальмы. Цитаза вырабатывается также зародышем.

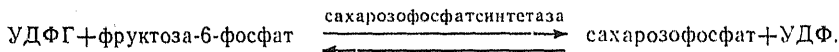
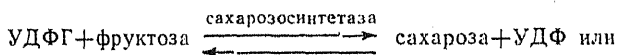
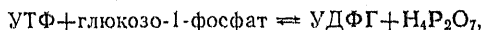
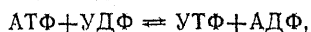
Кроме ферментов, расщепляющих полисахариды, при прорастании действуют также ферменты, которые гидролизуют дисахариды и гликозиды. В растениях чрезвычайно распростра-

нен фермент  $\beta$ -фруктофуранозидаза (сахараза, инвертаза). Биосинтез углеводов (моно- и дисахаридов) в зеленом растении осуществляется в процессе фотосинтеза.

Исследования советских ученых А. И. Опарина и А. Л. Курсанова показали, что через фосфорноокислые эфиры гексоз (фруктоза, глюкоза, манноза, галактоза) легко осуществляют взаимные превращения этих моносахаридов, а также превращение их в полиозы. Первым нефосфорилированным сахаром является дисахарид сахаразы. Образование в первые минуты фотосинтеза преимущественно свободных углеводов в форме сахаразы было установлено у большинства растений с различными типами углеводного обмена.

Синтез полисахаридов высшего порядка и олигосахаридов происходит в процессе трансгликозидирования, т. е. реакции переноса гликозидных остатков с участием ферментов гликозилтрансфераз. Основным источником гликозидных остатков в организме служат разнообразные нуклеозиддифосфатсахара (НДФС). Очень активными донорами гликозидных остатков в реакциях трансгликозидирования являются уридиндифосфат-глюкоза (УДФГ) и аналогично построенные УДФ — производные сахаров.

В основе общепризнанной схемы синтеза сахаразы в растениях лежит перенос остатков глюкозы с УДФГ на фруктозу:

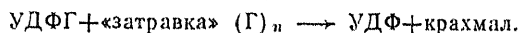


Сахарозосинтетаза и сахарозофосфатсинтетаза наряду с ферментом  $\beta$ -фруктофуранозидазой могут участвовать в расщеплении сахаразы, которая служит также основным транспортным углеводов у большинства растений. Передвижение сахаразы по растению сопровождается значительным расходом энергии. Субстратом для дыхания в тканях (например, проводящие пучки, паренхима черешка), по которым транспортируются органические вещества, является сахараза, частично расходуемая при передвижении.

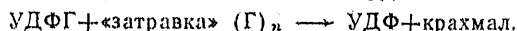
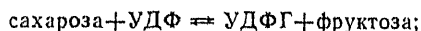
Исследования О. А. Павлиновой и М. В. Туркиной показали, что в проводящих тканях имеются пировиноградная, щавелевоуксусная, кетоглутаровая, лимонная, яблочная, фумаровая и янтарная кислоты, это свидетельствует об окислении молекулы сахаразы в цикле Кребса, а наличие щавелевой и гликолевой кислот подтверждает, что здесь происходят и вторичные превращения сахаразы. Кроме того, проводящие пучки содержат нуклеотиды АТФ, АДФ, АМФ, уридинмонофосфат, уридинди-

фосфат, уридинтрифосфат в значительно большем количестве, чем окружающие их ткани.

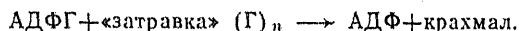
Нуклеозиддифосфатсахара играют большую роль в биосинтезе важнейшего полисахарида растений — крахмала. Установлено, что синтез крахмала происходит при участии фермента УДФГ — крахмалглюкозилтрансферазы (крахмалсинтетазы). Этот фермент катализирует перенос остатков глюкозы (Г) с УДФГ на акцептор («затравку») согласно схеме:



В качестве «затравки» служит полисахарид, состоящий из трех-четырех остатков глюкозы (1,4-связь). В основе легкого образования крахмала из сахарозы в растениях лежат, по-видимому, следующие превращения:



Исследования показали, что при синтезе крахмала в качестве донора остатков глюкозы гораздо более активным соединением является АДФГ по сравнению с УДФГ. Общая схема аналогична предыдущей:



Реакцию катализирует фермент АДФГ-крахмалглюкозилтрансфераза, под действием которого, как и под действием УДФГ-крахмалглюкозилтрансферазы, происходит в сущности синтез амилозы (образование 1,4-связи). В синтезе разветвленной молекулы амилопектина участвует другой фермент, названный Q-ферментом ( $\alpha$ -глюканветвящаяся глюकोзилтрансфераза), который катализирует превращение связей 1,4 в связи 1,6 без промежуточного гидролиза. Q-фермент был выделен из картофеля.

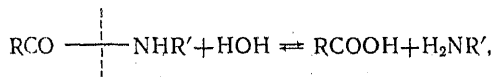
Синтез крахмала в растениях происходит также в результате синтезирующего действия фермента фосфорилазы. Исходным веществом для синтеза крахмала данным путем служит глюкозо-1-фосфат. При этом также необходима «затравка». Синтезируется полисахарид типа амилозы. В синтезе амилопектина участвует Q-фермент.

## БИОСИНТЕЗ И ПРЕВРАЩЕНИЕ БЕЛКОВ

Белки характеризуют любую живую систему. Проблема белка имеет большое значение для теоретического понимания жизни, практического вмешательства в процессы жизнедеятельности организмов.

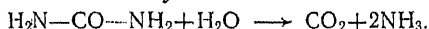
Протеины в растительном организме являются запасными белками, а сложные белки — протеиды — основными компонен-

тами цитоплазмы и играют важную роль в организации клеточных структур. Из протеидов в жизнедеятельности организмов первостепенное значение имеют нуклеопротеиды. Семена растений содержат как протеины, так и протеиды. В прорастающих семенах белковые вещества подвергаются гидролитическому распаду, который катализируется специальными ферментами пептидгидролазами, действующими на пептидные связи, и ферментами, влияющими на С—N-связи. Примером действия пептидгидролазы (пепсин, папаин) может быть гидролитическое расщепление полипептидов на отдельные аминокислоты:

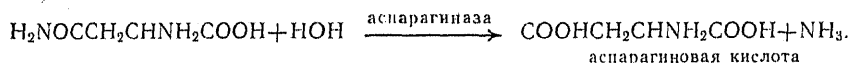


где R и R' — остатки ди-, или полипептидов, или аминокислот.

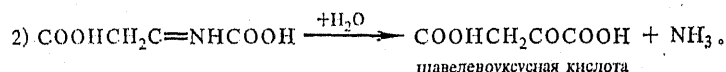
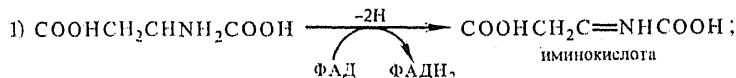
Другая группа ферментов — амидазы — катализирует гидролиз амидов, например карбамидгидролаза (уреаза) расщепляет мочевины на аммиак и углекислый газ:



Ферменты аспарагиназа и глутаминаза катализируют превращения амидов дикарбоновых кислот (аспарагина, глутамина):



Свободные аминокислоты подвергаются дезаминированию. Существует три вида дезаминирования — окислительное, восстановительное и гидролитическое. Во всех случаях образуются органические кислоты и аммиак. У высших растений основным является окислительное дезаминирование, включающее две стадии с образованием сначала аминокислоты и в итоге соответствующей кетокислоты и аммиака:



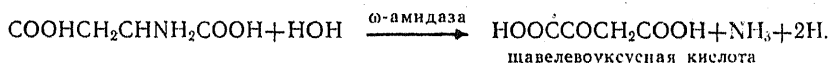
Окислительное дезаминирование проходит при участии оксидаз аминокислот, имеющих в качестве кофермента флавинодениндинуклеотид. В результате восстановительного дезаминирования из аминокислоты получаются аммиак и соответствующая жирная кислота:



аминокислота

жирная  
кислота

При гидролитическом дезаминировании из аминокислоты и воды образуются соответствующая кетокислота и аммиак:



Таким образом, под влиянием пептидгидролаз и амидаз белки распадаются до аминокислот и аммиака. По данным А. Н. Баха и А. И. Опарина, активность пептидгидролазы на третий день прорастания семян была в 6 раз выше, чем у непроросших семян, на шестой день — в 30, на восьмой день — в 45 раз.

Физиологическое значение расщепления белков при прорастании семени заключается в том, что они должны перейти в легкоподвижную форму и переместиться из эндосперма или семядоли к растущим частям зародыша. Запасные белки малорастворимы или совсем нерастворимы в воде; даже в растворенном виде благодаря малой дисперсности они не способны пройти через клеточные оболочки. Таким образом, белки при гидролизе расщепляются до аминокислот и становятся более подвижными.

Не менее важным результатом распада белковых веществ до аминокислот является утеря ими специфических свойств. Каждый белок характеризуется свойственной только ему комбинацией аминокислот, поэтому один белок невозможно непосредственно превратить в другой. Для такого превращения необходимо сначала разложить его на простейшие составные части (аминокислоты) и потом снова скомбинировать их в новую молекулу. Это достигается глубоким распадом белковой молекулы до конечных продуктов гидролиза. При построении новых белковых молекул из продуктов расщепления запасных белков часть аминокислот, образовавшихся при этом, не находит себе непосредственного применения вследствие указанного различия в составе белков. Эти «лишние» аминокислоты при участии ферментов амидаз расщепляются далее на аммиак и безазотистые соединения. Как было сказано выше, основным путем дезаминирования аминокислот у высших растений является окислительное дезаминирование, при котором образуются соответствующая кетокислота и аммиак. Однако аммиак в растении никогда не накапливается в значительном количестве, поскольку вслед за распадом начинаются процессы синтеза.

В прорастающем семени, особенно у содержащих много запасных белков бобовых растений, накапливается большое количество аспарагина (неполный амид аспарагиновой или аминоксантиновой кислоты) —  $\text{CO}(\text{NH}_2)\text{CH}_2\text{CH}(\text{NH}_2)\text{COOH}$ , который и связывает аммиак. В результате распада белка содержание аспарагина, накапливающегося в проростках, может составлять

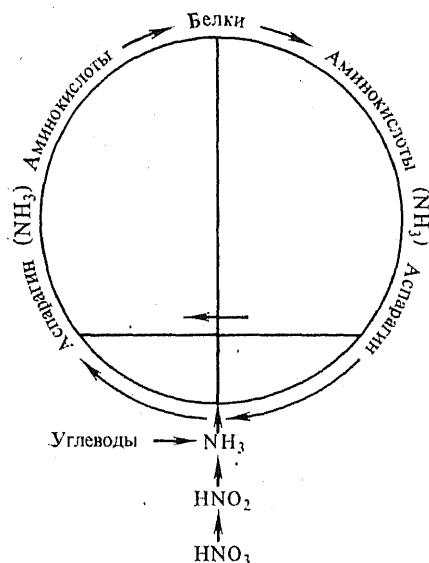


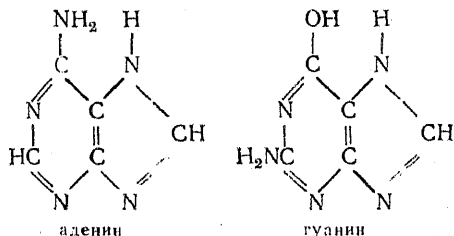
Рис. 64. Схема превращения азотистых веществ (по Д. Н. Прянишникову).

50—60% всего количества белков, имевшихся в семени до прорастания, тогда как наибольшее количество аспарагиновой кислоты в них не превышает 20—25%. Не во всех семенах одинаково легко осуществляется этот синтез. Он успешно проходит в семенах с высоким содержанием безазотистых веществ, углеводов или жиров, например в семенах злаков или тыквенных. В семенах бобовых растений, в которых много запасных белков,

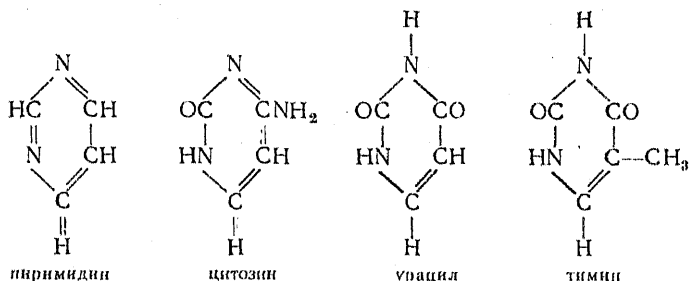
а запас углеводов относительно невелик, аспарагин может синтезироваться за счет аммиачных солей в присутствии углекислого кальция, связывающего свободную щавелевую кислоту (рис. 64).

Как видно из приведенной схемы, во всех звеньях процесса превращений азотистых веществ присутствует аммиак. При созревании семян биохимические превращения направлены в противоположную сторону — синтеза высокомолекулярных соединений. Этот синтез осуществляется за счет простых мономерных соединений. При синтезе белковых веществ аммиак, поглощенный растениями в виде аммонийных солей или образовавшийся в них в результате восстановления нитратов, вступает в реакцию с кетокислотами и образует аминокислоты.

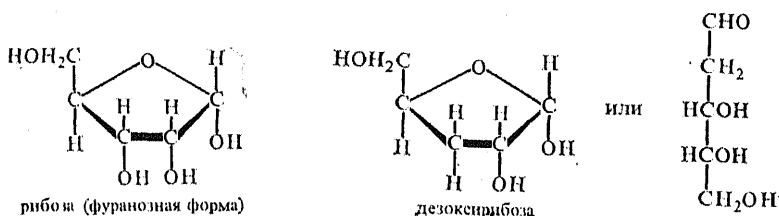
В биосинтезе белков большую роль играют нуклеиновые кислоты — полимерные соединения биологического происхождения, состоящие из нуклеотидов, в которые входят фосфорная кислота, пентозы и азотистые органические основания (пуриновые или пиримидиновые). К пуриновым основаниям относятся аденин и гуанин:



Пиримидиновыми основаниями являются производные пиримидина цитозин, урацил и тимин:



К нуклеиновым кислотам относятся рибонуклеиновая кислота (РНК), которая содержит сахар рибозу, аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), урацил (У) и фосфорную кислоту, и дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), состоящая из дезоксирибозы, аденина (А), гуанина (Г), цитозина (Ц), тимина (Т) и фосфорной кислоты:

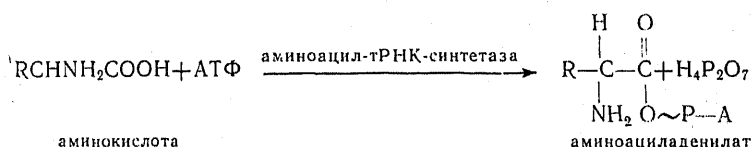


Молекулярная масса РНК достигает 1—2 млн, а ДНК — 4—8 млн, а так называемые транспортные (растворимые) РНК имеют молекулярную массу 25 000—30 000. Рибонуклеиновая и дезоксирибонуклеиновая кислоты находятся во всех клетках живого организма. Синтез ДНК и РНК катализируют ферменты ДНК-полимераза и РНК-полимераза. Фермент рибонуклеаза, являющийся фосфодиэстеразой, гидролизует все известные РНК. Растительные рибонуклеазы относятся к неспецифическим рибонуклеазам. Под влиянием фермента расщепление межнуклеотидных связей РНК происходит в два этапа: внутримолекулярное перефосфорилирование и последующий гидролиз.

Изучение макроструктуры РНК начато в 1956—1957 гг. в лабораториях Г. Шрама (ФРГ) и Г. Френкель-Конрата (США), когда впервые были выделены биологически активные макромолекулы высокополимерной рибонуклеиновой кислоты из вируса мозаики табака. За последние годы достигнуты большие успехи в изучении биосинтеза белка. Установлено, что РНК является основным веществом в белковом синтезе в клетке, ДНК сосредоточена в ядре, а митохондрии и хлоропласты имеют еще и собственный генетический материал; процессы

биосинтеза белка локализованы в мельчайших структурных элементах цитоплазмы — рибосомах или микросомах — субмикроскопических образованиях размером 20—30 мкм. Рибосомы состоят из белка и нуклеиновых кислот с молекулярной массой от 0,5 до 1,4 млн, содержащихся в них в равных количествах.

Синтез белков из отдельных аминокислот — процесс эндэргонический, т. е. нуждается в поступлении энергии извне. Для образования белковых пептидных связей ...HN—CO... необходимо активирование аминокислот. В организме этот процесс осуществляется с помощью аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и фермента аминоксил-тРНК-синтетазы; образуется соединение аминокислациладенилат, содержащий аденозинмонофосфорный остаток ~Р—А:



В этом и заключается процесс активирования аминокислот при биосинтезе белка. Каждая аминокислота имеет свой активирующий фермент. После активирования она переносится с аминокислациладенилата на растворенную в цитоплазме транспортную РНК. Связь аминокислоты с остатком аденозинмонофосфата заменяется связью с транспортной РНК также с помощью фермента аминоксил-тРНК-синтетазы. Установлено, что каждой из 20 аминокислот соответствует транспортная РНК определенного строения. Роль транспортной РНК заключается в том, чтобы донести активированную аминокислоту к месту синтеза белка — рибосомам, содержащим большое количество высокомолекулярной, нерастворимой информационной РНК (иРНК) (рис. 65). Однако роль их этим не ограничивается. Транспортная РНК находит место на иРНК для аминокислоты благодаря наличию в своей молекуле особого адапторного участка, или антикодона. Доказано, что тРНК, несущая аминокислоту, присоединяется лишь к участку цепи иРНК, который комплементарен антикодону тРНК по содержащимся в нуклеотидах основаниям.

Советским ученым А. С. Спириным с сотрудниками в 1964 г. в цитоплазме зародышей рыб, растительных клетках, клетках насекомых и млекопитающих были обнаружены частицы информосомы, состоящие из высокомолекулярной (нерибосомной) нуклеиновой кислоты (РНК) и особого белка.

Информосомы в цитоплазме представлены смесью частиц разных размеров и молекулярной массой 500 тыс. — 50 млн и больше. Отношение РНК к массе белка в информосомах посто-



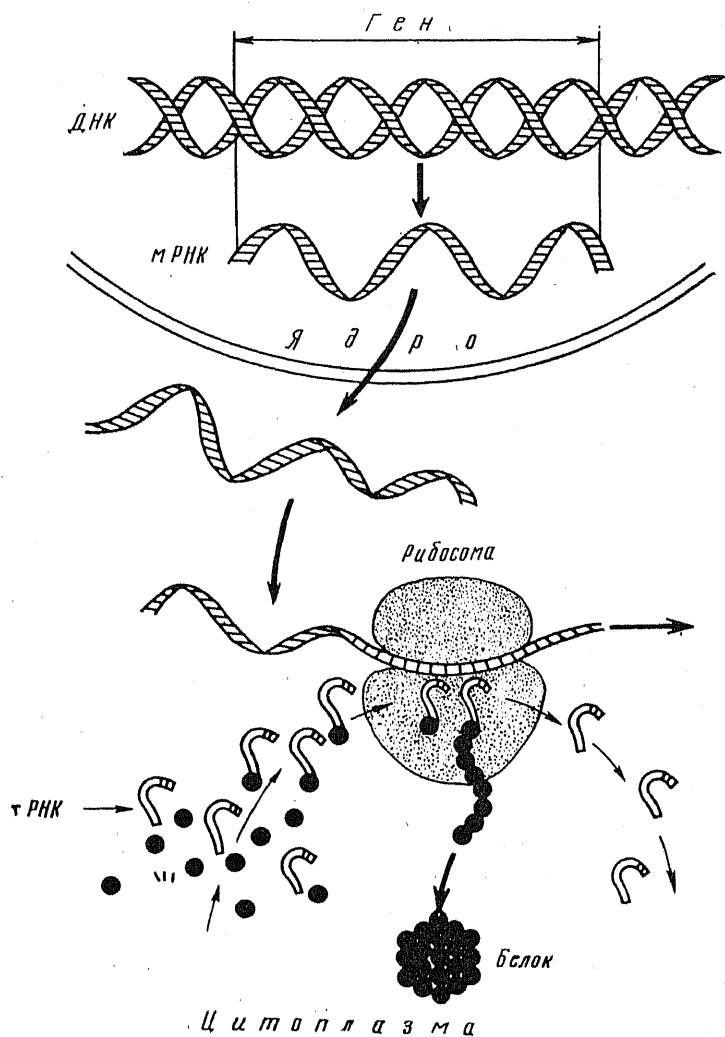


Рис. 65. Общая схема биосинтеза белка в рибосоме (по А. С. Спирину).

янно (1:4) и одинаково у всех частиц независимо от их размера.

В информосомах содержится, по-видимому, информационная РНК. Белок служит, вероятно, для переноса иРНК из ядра в цитоплазму, а также для защиты иРНК от разрушения и регуляции скорости белкового синтеза. Роль иРНК сравнивают с ролью матрицы в печатном деле и называют ее обычно матричной РНК (мРНК). Именно на этой РНК в рибосоме и происхо-

## 23. Нуклеотидно-аминокислотный (генетический) код

Вторая буква триплета					Третья буква триплета
Первая буква триплета	У	Ц	А	Г	
У	УУУ } фенилаланин УУЦ } УУА } лейцин УУГ }	УЦУ } серин УЦЦ } УЦА } УЦГ }	УАУ } тирозин УАЦ } УАА } терминирующие УАГ } кодоны	УГУ } цистеин УГЦ } УГА } терминирующий УГГ } кодон триптофан	У Ц А Г
Ц	ЦУУ } лейцин ЦУЦ } ЦУА } ЦУГ }	ЦЦУ } пролин ЦЦЦ } ЦЦА } ЦЦГ }	ЦАУ } гистидин ЦАЦ } ЦАА } глутамин ЦАГ }	ЦГУ } аргинин ЦГЦ } ЦГА } ЦГГ }	У Ц А Г
А	АУУ } изолейцин АУЦ } АУА } АУГ } метионин	АЦУ } треонин АЦЦ } АЦА } АЦГ }	ААУ } аспарагин ААЦ } ААА } лизин ААГ }	АГУ } серин АГЦ } АГА } аргинин АГГ }	У Ц А Г
Г	ГУУ } валин ГУЦ } ГУА } ГУГ }	ГЦУ } аланин ГЦЦ } ГЦА } ГЦГ }	ГАУ } аспарагиновая ГАЦ } кислота ГАА } глутаминовая ГАГ } кислота	ГГУ } глицин ГГЦ } ГГА } ГГГ }	У Ц А Г

Обозначение нуклеотидов: У — уридинловый, Ц — цитидиловый, А — адениловый, Г — гуаниловый.

дит образование полипептидной цепочки — синтез белка. Каждая отдельная транспортная РНК, несущая аминокислоту, может связываться лишь с определенным участком матрицы. Когда все соответствующие участки оказываются занятыми, фермент РНК-полимераза связывает аминокислоты друг с другом и «снимает» их с матрицы в виде полипептидной цепи (белка) соответствующего строения. Включение каждой аминокислоты обуславливается (кодируется) определенными группами из трех нуклеотидных остатков (триплетов).

Таким образом, РНК, состоящая из большого количества разнообразно соединенных четырех нуклеотидов, выполняет роль кода, т. е. определяет первичную структуру (аминокислотный состав и последовательность), а следовательно, вторичную и третичную структуры синтезируемого белка, а кодоном называют участок ДНК или иРНК, состоящий из трех последовательно расположенных нуклеотидов, кодирующих одну аминокислоту или детерминацию полипептидной цепи. В таблице 23 приведено сочетание нуклеотидов, отвечающих определенным аминокислотам, — нуклеотидно-аминокислотный (генетический) код.

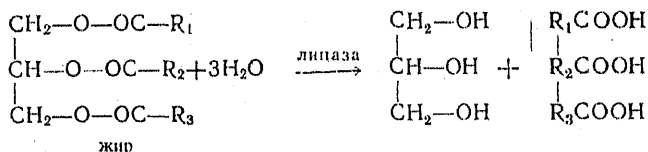
Из таблицы видно, что каждая аминокислота (кроме триптофана и метионина) имеет более чем один кодон. Например, аспарагиновая кислота, гистидин заключаются в полипептидную цепь двумя кодонами, а серин, аргинин — шестью. Это дает возможность более надежно хранить и передавать генетическую информацию.

Первичным фактором, определяющим строение белков, является ДНК, находящаяся в хромосомах ядра клетки, где синтезируется иРНК. Таким образом, в зависимости от того, из каких нуклеотидов состоит молекула иРНК, поступающая в рибосому, и будут синтезироваться соответствующие полипептидная цепочка, белок или фермент.

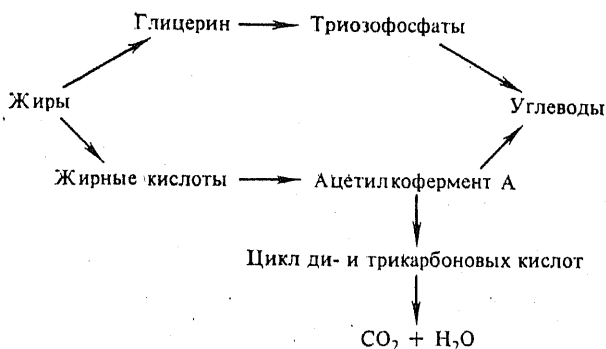
## БИОСИНТЕЗ ЛИПИДОВ

В семенах масличных растений при прорастании происходит гидролиз жиров до глицерина и жирных кислот, осуществляющийся ферментом липазой из класса гидролаз. Схему превращения жиров в запасующих органах растений можно представить в виде схемы на с. 366.

Фермент липаза катализирует гидролиз жиров или глицеридов с присоединением воды до свободных жирных кислот:



$R_1, R_2, R_3$  — радикалы высокомолекулярных жирных кислот, которые, в свою очередь, подвергаются активации и окислению. При этом образующиеся в качестве продукта окисления жирной кислоты молекулы ацетил-КоА вовлекаются в цикл трикарбоновых кислот.



Липазы широко распространены в растениях. Каждому виду свойственны определенные липазы, которые различаются по растворимости, оптимальному pH (3,6—8,0) и т. д. Однако в отличие от других ферментов специфичность липаз очень низкая: любая липаза может расщеплять любой жир. В растениях липазы содержатся в виде нерастворимого и растворимого ферментов. Нерастворимая липаза (очень тесно связана с белковыми веществами) находится в семенах клещевины. Она характеризуется обратимостью действия и высокой специфичностью. Ее оптимум pH 3,6. Липазы семян злаков, многих масличных культур являются растворимыми ферментами. В семенах подсолнечника содержатся кислые и щелочные липазы.

Исследования показали, что в биосинтезе триглицеридов исходными веществами служат ацил-КоА и глицерол-3-фосфат. В этом процессе участвуют ферменты ацилтрансферазы. Они переносят остатки молекул жирных кислот на молекулу фосфорилированного глицерина. Вначале путем реакций трансацилирования образуется фосфатидная кислота, затем под действием фосфатазы она гидролизуется с образованием диглицерида и  $H_3PO_4$ . Диглицерид снова вступает во взаимодействие с ацил-КоА, и образуется триглицерид. Ацилтрансферазы — двухкомпонентные ферменты. Известно около 20 ферментов этой группы.

В растениях содержится фермент липоксигеназа, катализирующий окисление кислородом воздуха ненасыщенных жирных кислот и каротиноидов. Процесс превращения жиров до углеводов происходит довольно быстро. Так, в начале прорастания семян подсолнечника количество жиров и жирных кислот в 100 семенах составляет 4 г, на седьмой день прорастания в них

остается только 1,5 г этих веществ, а содержание сахаров возрастает почти вдвое.

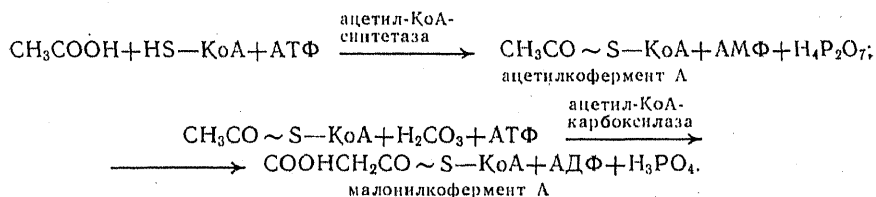
При созревании семян из сахаров, альдегидов, глицерина и жирных кислот синтезируются жиры.

В семенах масличных фермент липаза высокоактивен в процессе их созревания. Липазы также катализируют превращение липидов, входящих в систему клеточных мембран, которые состоят из бимолекулярного слоя липидов и двух нелипидных слоев.

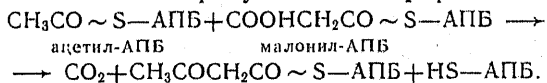
Липониды — это химически близкие к жирам вещества. У них обычно один жирнокислотный остаток заменен другим веществом, например у гликолипидов один остаток жирной кислоты замещен сахаром. Гликолипиды содержатся в листьях. К липоидам относятся воска, фосфатиды, стерониды, цереброзиды. Липониды играют важную роль в живой цитоплазме, они входят в состав клеточных органелл — митохондрий и пластид, участвуют в регуляции проницаемости клетки для поступающих в нее веществ, в процессах адсорбции цитоплазмы.

### БИОСИНТЕЗ ЖИРНЫХ КИСЛОТ И ЖИРОВ

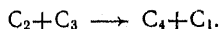
Исходным материалом для синтеза жирных кислот служит активный ацетат ( $\text{CH}_3\text{CO} \sim \text{S} - \text{KoA}$ ). Начальные этапы биосинтеза жирных кислот из ацетилкофермента А могут быть представлены следующими уравнениями:



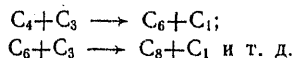
Происходит карбоксилирование ацетилкофермента А и образование трехуглеродного соединения — малонилкофермента А. В этой реакции участвует витамин Н (биотин), входящий в состав фермента ацетил-КоА-карбоксилазы. Синтез жирных кислот осуществляется путем связывания молекул ацетилкофермента А и малонилкофермента А с помощью «ацилпереносящего белка» (АПБ). В простетическую группу активного белка АПБ входит фосфопантотеновая кислота. С SH-группой пантотеновой кислоты образуются тиоэфиры АПБ и ацилов:



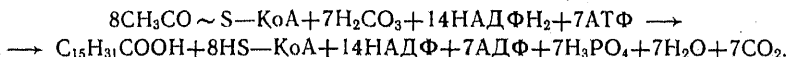
Таким образом, удлинение углеродной цепочки в результате конденсации происходит по схеме



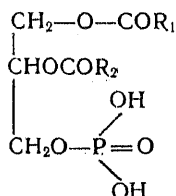
Четырехуглеродное соединение восстанавливается при участии редуктазы, активной группой которой является НАДФН<sub>2</sub>. В дальнейшем оно реагирует с новой молекулой малонилкофермента А с образованием шестиуглеродного соединения:



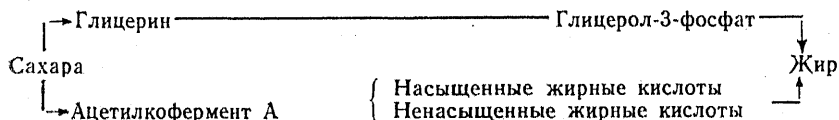
В результате число углеродных атомов в образующихся кислотах оказывается четным. Ниже приведено суммарное уравнение синтеза пальмитиновой кислоты (C<sub>15</sub>H<sub>31</sub>COOH):



У высших растений синтез жирных кислот происходит главным образом в митохондриях и хлоропластах. Основным путем новообразования триглицеридов являются, как и при синтезе углеводов, реакции переноса, в данном случае реакции трансацилирования. Ферменты ацетилтрансферазы переносят последовательно молекулы жирных кислот на молекулу фосфорилированного глицерина. Образуется фосфатидная кислота:



Под действием фосфатазы фосфатидная кислота гидролизуеться с образованием диглицерида и H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>. Диглицерид снова вступает во взаимодействие с ацетилкоферментом А, и образуется триглицерид. Энергия для этого синтеза поставляется молекулами ацетилкофермента А, имеющего макроэргическую связь. Биосинтез жира может быть представлен в виде следующей схемы:

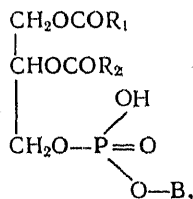


## СОСТАВ И СВОЙСТВА РАСТИТЕЛЬНЫХ ВОСКОВ, ФОСФАТИДОВ И СТЕРОИДОВ

На листьях, стеблях и плодах растений часто можно видеть тонкий слой воскового налета, который предупреждает смачивание их водой и высыхание. Восковой налет на плодах слив,

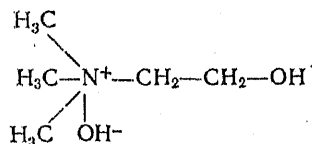
груш, яблок, винограда предохраняет их от повреждения инфекционными болезнями. Воска состоят из жирных кислот и высокомолекулярных одноатомных спиртов жирного ряда. Кроме обычных жирных кислот, в состав восков входят карнаубовая ( $C_{24}H_{48}O_2$ ), церотиновая ( $C_{27}H_{54}O_2$ ), монтановая ( $C_{29}H_{58}O_2$ ) и др. Из высокомолекулярных спиртов в восках содержатся цетиловый спирт —  $CH_3(CH_2)_{14}CH_2OH$ , *n*-гексакозанол —  $CH_3(CH_2)_{24}CH_2OH$ , *n*-октакозанол —  $CH_3(CH_2)_{26}CH_2OH$ , *n*-триаконтанол —  $CH_3(CH_2)_{28}CH_2OH$ . Восковой налет на листьях капусты состоит главным образом из парафинового углеводорода нонакозана  $C_{29}H_{60}$ . На поверхности ягод винограда обнаружена свободная пальмитиновая кислота, восковой налет на яблоках содержит парафиновые углеводороды — нонакозан и гептакозан и высокомолекулярные спирты — гексакозанол, октакозанол и триаконтанол.

Фосфатиды также представляют собой сложные эфиры глицерина и жирных кислот. От настоящих жиров они отличаются тем, что в их состав входят фосфорная кислота и другие соединения, чаще всего содержащие азот. Общая структурная формула фосфатидов следующая:



где  $R_1$  и  $R_2$  — остатки жирных кислот; В — дополнительное соединение.

Из азотистых оснований, входящих в состав фосфатидов, наиболее распространен спирт холин — производное гидрата окиси аммония ( $NH_4OH$ ), в котором три атома водорода замещены метильными группами  $CH_3$ , а четвертый — остатком этилового спирта:



Холин играет важную роль в обмене веществ, под влиянием соответствующих ферментов он может передавать метильные группы другим веществам.

Фосфатиды, состоящие из остатков глицерина, жирных кислот, фосфорной кислоты и холина, называются лецитинами. Фосфатиды, которые вместо холина содержат аминоэтиловый спирт ( $NH_2CH_2CH_2OH$ ), называются кефалинами.

Липопротеиды (соединение белков с липоидами) находятся в цитоплазме. В зародышах пшеницы, листьях капусты найдены кальциевые, магниевые и калиевые соли фосфатидных кислот, не содержащие азотистых соединений.

Большое количество фосфатидов обнаружено в бобах сои (1,6—2,2% сухой массы), семенах люпина (1,5—2%). В семенах подсолнечника количество фосфатидов составляет 0,7—0,8%, а в семенах пшеницы — 0,4—0,5%. Фосфатиды повышают питательную и кормовую ценность сельскохозяйственных растений. Фосфолипиды, как и гликолипиды, подвергаются в растениях интенсивному обмену.

Стероиды — это класс органических соединений, относящихся по химической природе к изопреноидам. Широко распространены в живой природе. К стероидам относятся стеролы и их производные, некоторые саполенины, гликозиды, агликоны гликоалкалоидов и ряд гормонов животного происхождения.

Стеролы — высокомолекулярные циклические спирты — производные фенантрена. Типичным представителем стеролов является эргостерол ( $C_{28}H_{43}OH$ ), который имеется в дрожжах, зерне пшеницы, плесневых грибах, спорынье. Наиболее распространенный стерол растительного происхождения — ситостерол ( $C_{29}H_{49}OH$ ), содержащийся в значительных количествах в листьях, пыльце и плодах растений. Стеролы входят в состав протопласта и образуют с липопротеидами сложные комплексные соединения.

## ВАЖНЕЙШИЕ ВИТАМИНЫ И ИХ РОЛЬ В РАСТЕНИЯХ

Витамины — это группа органических соединений разнообразной химической природы, которые необходимы для животных и человека в очень малых количествах по сравнению с основными питательными веществами. В организме они выполняют каталитические функции. Открытие витаминов является одним из великих достижений биологической науки конца XIX в.

Каждый открытый новый витамин обозначали в основном прописной буквой латинского алфавита. В настоящее время в основу названия витаминов положена их химическая структура с сохранением буквенных обозначений. Витамины синтезируются в растительном организме, следовательно, растения являются источником витаминов для человека и животных. По признаку растворимости витамины делят на две большие группы:

1. **Витамины, растворимые в жирах и растворителях жиров.** Витамины группы А ( $A_1—C_{20}H_{30}O$  и  $A_2—C_{20}H_{28}O$ ) предохраняют человека от заболевания ксерофтальмией.

Витамины группы D ( $D_2, D_3, D_4, D_5, D_7$ ) — высокомолекулярные соединения спиртового характера из класса



стеролов, в частности эргостеролы, из которых при облучении их ультрафиолетовыми лучами образуются витамины группы D. В животных организмах под действием света стеролы превращаются в витамин D. Следовательно, стеролы являются провитамином витаминов группы D. Наиболее распространен витамин D<sub>2</sub>(C<sub>28</sub>H<sub>44</sub>O). Витамины группы D предупреждают заболевание рахитом.

В и т а м и н Е — токоферол (C<sub>29</sub>H<sub>50</sub>O<sub>2</sub>). Высокомолекулярный спирт, устойчивый к температурам и кислотам, но чувствительный к свету и щелочам. Часто встречается в растениях, в частности в зародышах семян, а также в растительных жирах. В растениях он находится в свободной форме и в эфирных соединениях. В животных организмах витамин Е предохраняет от окисления и распада многие соединения. Недостаток витамина Е нарушает половые функции у животных.

В и т а м и н К — производное нафтохинона (C<sub>11</sub>H<sub>7</sub>O<sub>2</sub>R). Радикал R может быть или остатком фитола C<sub>20</sub>H<sub>39</sub> (витамин K<sub>1</sub>), или дифарнезила C<sub>30</sub>H<sub>49</sub> (витамин K<sub>2</sub>). Распространен в зеленых растениях. В животном организме обуславливает свертываемость крови. В растении витамин K<sub>1</sub> участвует в процессе фотосинтеза.

К витаминам относят ряд ненасыщенных жирных кислот, которые не синтезируются в организме животных и человека — линолевая (C<sub>18</sub>H<sub>32</sub>O<sub>2</sub>), линоленовая (C<sub>18</sub>H<sub>30</sub>O<sub>2</sub>) и арахидоновая (C<sub>20</sub>H<sub>32</sub>O<sub>2</sub>). Комплекс этих кислот принято называть витамином F. Они предотвращают появление атеросклероза. Содержатся в основном в растительных маслах (особенно много их в льняном и конопляном), а также в рыбьем жире, печени, мозгах.

**2. Водорастворимые витамины.** В и т а м и н С — аскорбиновая кислота (C<sub>6</sub>H<sub>8</sub>O<sub>6</sub>). Предупреждает цингу. Обладает окислительно-восстановительными свойствами у многих растений, участвует в процессе дыхания как переносчик атома водорода. Наибольшее количество аскорбиновой кислоты содержится в плодах шиповника, ягодах черной смородины и незрелых плодах грецкого ореха.

В и т а м и н В<sub>1</sub> — тиамин, или аневрин, предупреждает заболевание бери-бери. Гетероциклическое соединение, эмпирическая формула которого C<sub>12</sub>H<sub>18</sub>ON<sub>4</sub>SCl<sub>2</sub>. Входит в состав фермента пируватдекарбоксилазы. Больше всего его во внешних оболочках семян злаковых и бобовых культур.

В и т а м и н В<sub>2</sub> — рибофлавин, желтый пигмент C<sub>17</sub>H<sub>20</sub>N<sub>4</sub>O<sub>6</sub>. Входит в состав большой группы флавиновых ферментов. Недостаток в пище витамина В<sub>2</sub> вызывает нарушение обмена веществ. Много рибофлавина содержится в дрожжах, печени,

почках, молоке и молочных продуктах, а также в зеленых овощах.

В и т а м и н  $B_3$  — пантотеновая кислота ( $C_9H_{17}O_5N$ ). Входит в состав кофермента А, который катализирует синтез лимонной кислоты, жирных кислот и стеролов и имеет большое значение в процессах синтеза. Содержится в тех же продуктах, что и рибофлавин.

В и т а м и н  $B_6$  — пиридоксин ( $C_8H_{11}O_3N$ ), производное пиридина. Входит в активную группу ферментов, катализирующих переаминирование аминокислот (аминофераз); эти ферменты играют большую роль в белковом обмене у растений, животных и человека. При недостатке витамина  $B_6$  нарушается белковый обмен в организме.

В и т а м и н  $B_{12}$  (цианокобаламин) — высокомолекулярное соединение, его молекула состоит из части, содержащей кобальт, цианогруппы, порфириноподобной группы (хромофорной) и нуклеотидной части, в которую входит 5,6-диметилбензимидазол. Витамин  $B_{12}$  предупреждает заболевание анемией, повышает использование организмом растительных белков. В продуктах растительного происхождения его нет. Главным источником этого витамина для человека являются животные продукты, в частности печень и почки. У травоядных животных он выделяется микрофлорой рубца.

Б и о т и н, витамин Н ( $C_{10}H_{16}O_3N_2S$ ). Входит в состав активной группы ферментов, катализирующих присоединение углекислоты к жирным кислотам — карбоксилирование. Он участвует в превращении некоторых кислот у микроорганизмов. Недостаток биотина в пище приводит к поражению кожи, ногтей, выпадению волос.

В и т а м и н РР — никотиновая кислота ( $C_6H_5O_2N$ , производное пиридина). Предупреждает заболевание пеллагрой. Входит в состав окислительно-восстановительных ферментов дегидрогеназ, катализирующих отщепление водорода от окисляемого органического вещества, передаваемого затем ферментам, в состав которых входит рибофлавин. Может синтезироваться в организме из аминокислоты триптофана, поэтому пеллагра наступает при недостатке ее в пище. Наибольшее количество никотиновой кислоты содержится в дрожжах, пшеничных зародышах, отрубях, печени и почках животных.

В и т а м и н  $B_c$  — фолиевая (птероилглутаминовая) кислота ( $C_{19}H_{19}O_6N_7$ ). Синтезируется из парааминобензойной, глутаминовой кислот и птеридина. Отсутствие этого витамина в организме человека и животного вызывает злокачественную анемию. Много фолиевой кислоты в дрожжах, зеленых листьях растений, печени животных.

Многочисленными исследованиями установлено существование тесной связи между витаминами и биокатализаторами —

ферментами. Большинство витаминов входит в состав их активных простетических групп — коферментов. Следовательно, заболевания, которые вызываются отсутствием в пище какого-либо витамина (авитаминозы и гиповитаминозы), являются результатом того, что в организме недостаточно активен соответствующий фермент, катализирующий различные биохимические превращения в процессе обмена веществ.

Биологический синтез отдельных витаминов в растительном организме взаимосвязан. Например, установлено, что никотиновая кислота и рибофлавин влияют на биосинтез витамина  $B_1$ ; витаминны РР,  $B_2$  и аденин влияют на биосинтез различных форм рибофлавина; в образовании никотиновой кислоты участвуют витаминны  $B_6$  и  $B_2$ . Подкормка растений никотиновой кислотой, рибофлавином и тиамином положительно влияет на биосинтез провитамина А — каротина. Наличие в организме тиаминa предупреждает распад аскорбиновой кислоты и способствует более рациональному ее использованию. Выяснено, что одни витаминны могут являться антагонистами по отношению к другим. Так, витамин К — антагонист витаминна РР, окисление аскорбиновой кислоты тормозится фолиевой кислотой.

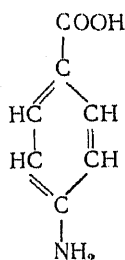
Основными исходными веществами для синтеза в растениях витаминнов являются углеводы, особенно глюкоза, аминокислоты, органические кислоты и другие соединения. Из этих веществ при участии различных ферментов осуществляется биосинтез витаминнов, на который значительное влияние оказывают элементы минерального питания (азот, сера, кобальт и др.). На образование витаминнов комплекса В отрицательно действуют пониженные температуры, тогда как содержание аскорбиновой кислоты ( $C_6H_8O_6$ ) при пониженных температурах увеличивается.

Витаминны влияют на обмен веществ, они сами являются продуктами этого обмена, и естественно, что их образование в значительной мере зависит от физиологического состояния растительного организма. Известно, что корни многих растений не могут расти без витаминнов  $B_1$ , РР,  $B_6$ . Эти витаминны поступают в корневую систему из листьев, где они синтезируются. Передвижение витаминнов из листьев в семена и корни происходит вместе с оттоком в них углеводов, аминокислот, жиров и других веществ.

Важная роль витаминнов в растениях не ограничивается их участием в превращении имеющихся в организме соединений, они существенно влияют на усвоение растением необходимых веществ из окружающей среды. Установлено, что при введении в растение витаминнов  $B_1$ , С, РР и других повышается интенсивность фотосинтеза и увеличивается содержание сахаров.

Витамин В<sub>1</sub> и биотин являются составными частями ферментов и участвуют в гетеротрофном усвоении СО<sub>2</sub> корневой системой. Витамины играют большую роль в превращении минеральных веществ в растениях. Установлено, что в корнях могут синтезироваться витамины В<sub>1</sub> и Н из сульфатов и органических соединений.

Глубокие нарушения в жизнедеятельности растений наблюдаются при недостатке витаминов. Так, при введении в семена кукурузы, пшеницы, хлопчатника белого стрептоцида — антивитамина парааминобензойной кислоты — отмечается авитаминоз проростков. В растениях парааминобензойная кислота связана с белками и аминокислотами. Ее формула:



Недостаток этого витамина проявляется в значительном угнетении активности окислительных ферментов — аскорбиноксидазы, полифенолоксидазы, уменьшении образования гетероауксина, витаминов С, В<sub>2</sub>, превращения крахмала, белков и жиров при прорастании семян и особенно в задержке превращений белковых форм фосфора. Авитаминозные колеоптили кукурузы толстые, укороченные, с малым содержанием хлорофилла, корни развиты слабо и утолщены. При развитии таких авитаминозных растений задерживаются репродуктивные процессы. При введении в авитаминозные семена парааминобензойной кислоты восстанавливается нормальный обмен веществ и рост растений. В естественных условиях корневая система обеспечивает свою потребность в витаминах за счет витаминов, образующихся в листьях и синтезируемых микроорганизмами в почве.

Чтобы выяснить, усваиваются ли витамины корнями из почвы, были проведены опыты с культурой ткани корней. Семена проращивали в стерильных условиях, а когда корни достигали 1—2 см, растущие кончики срезали и переносили в стерильную питательную среду без витаминов. Через 1—2 нед корни приостанавливали рост, при внесении в питательную среду тиамина, пиридоксина и никотиновой кислоты рост их восстанавливался. Корни разных растений нуждаются в различных витаминах. Например, корни льна росли хорошо, когда

получали лишь тиамин, корни люцерны при внесении тиамина или только никотиновой кислоты быстро приостанавливали рост.

Таким образом, витамины являются биокатализаторами отдельных функций растительного организма и происходящих в нем процессов.

## **ВЕЩЕСТВА ВТОРИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

В зеленом растении углеводы и белки являются первичным материалом, образующимся непосредственно из неорганических соединений в процессе фотосинтеза. Из них вследствие различных химических превращений в живой клетке образуются другие органические соединения, которые являются веществами вторичного происхождения.

К этим веществам относятся органические кислоты, гликозиды, фенольные соединения, каучук, алкалоиды, антибиотики и фитонциды.

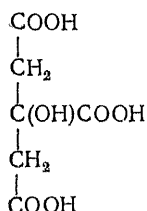
**Органические кислоты** наряду с углеводами и белками — широко распространенные вещества в растениях. Они являются связующим звеном между углеводным и азотным типами обмена в растениях.

Растения содержат органические кислоты в свободном состоянии или в виде нейтральных солей. В свободном состоянии органические кислоты находятся в плодах, ягодах и листьях некоторых растений (щавель, ревень и др.). В большинстве случаев органические кислоты связаны в виде нейтральных солей, что придает растениям пресный вкус.

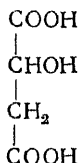
Распространенность органических кислот в растительном мире свидетельствует об их большом значении для растений. Они входят в состав разнообразных веществ: хлорофилла, фикобилинов, гемоглобина, ферментов, жиров, аминокислот и т. д. К ним относятся также такие физиологически активные вещества, как ауксины, ряд витаминов, гибберелловая кислота.

Органические кислоты образуются в ходе двух биологических процессов: дыхания — основной функции всего живого и фотосинтеза. Органические кислоты играют большую роль в обмене веществ и энергии в растениях. Большинство из них образуется как промежуточные продукты окислительного распада углеводов. Превращение ди- и трикарбоновых кислот в этом цикле сопровождается переходом потенциальной энергии в кинетическую в форме макроэргических связей АТФ, а также синтезом белков и жиров.

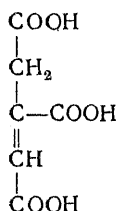
В растениях наиболее распространены кислоты, образующиеся в цикле Кребса, формулы которых приведены на с. 376:



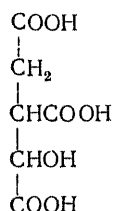
лимонная  
кислота



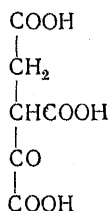
яблочная  
кислота



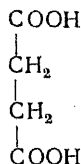
цисаконитовая  
кислота



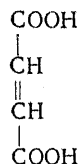
изолимонная  
кислота



щавелевоянтарная  
кислота



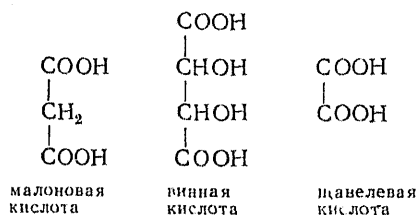
янтарная  
кислота



фумаровая  
кислота

Особенность высших растений заключается в том, что в их тканях в высокой концентрации содержатся одна или две кислоты, а остальные — лишь в каталитических количествах. Например, в соке плода лимона лимонная и яблочная кислоты составляют 97% всех свободных кислот. В мякоти ягод винограда на 100 мл сока приходится 36,8 мэкв кислот, из них лимонной — 0,3, яблочной — 25,5, винной — 10,8. В гипокотильях и корешках 100 свежих растений подсолнечника (масса 47,6 г) содержится, мг: лимонной кислоты — 7,1, яблочной — 10,2, янтарной — 2, фумаровой — 20. В 100 г зерна ячменя имеется следующее количество кислот, мэкв: лимонной — 100, яблочной — 875, щавелевой — 2, кетоглутаровой — 31, янтарной — 78, фумаровой — 40, аконитовой — 20, пировиноградной — 7, малоновой — 22, молочной — 15 и др. В побегах люцерны в наибольших количествах обнаружены яблочная и янтарная кислоты, а в проростках люцерны — янтарная. Аконитовая кислота в значительных количествах имеется в проростках пшеницы, кукурузы, ржи. В наибольших количествах в растениях чаще накапливаются лимонная и яблочная кислоты. Они представлены главным образом в мясистых плодах. В апельсинах, лимонах, землянике, красной и черной смородине, крыжовнике и в плодах томата преобладает лимонная кислота, а в яблоках, сливах и вишни — яблочная.

Из органических кислот, не участвующих в цикле ди- и трикарбоновых кислот, распространены щавелевая (ее много в листьях шпината), малоновая (обычный кислотный компонент листьев бобовых растений), винная (содержится в небольшом количестве во многих растениях):



На содержание органических кислот в растениях влияют условия выращивания, и в частности минеральное питание. Меньше органических кислот накапливается в растениях, растущих на подзолистых почвах: чем выше щелочность золь растений, тем больше в их листьях органических кислот. Содержание золь и ее щелочность выше у растений, выращиваемых на черноземных и лессовых почвах, чем на подзолистых. Установлена прямая положительная корреляция между щелочностью золь и количеством органических кислот в растениях.

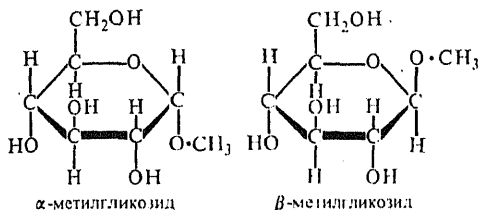
У зеленых растений (с пресным клеточным соком) в отдельных органах накопление органических кислот колеблется по типу, характерному для представителей семейства Толстяковые: ночью содержание яблочной кислоты у них значительно возрастает, а днем на свету она расходуется в метаболизмах, связанных, по-видимому, с фотосинтезом. В клетках органические кислоты накапливаются преимущественно в вакуолях. В клетках животных, которым несвойственна вакуолизация, кислоты не накапливаются.

Содержание органических кислот в тканях растений тесно связано с дыханием. Так, при прорастании семян интенсивность дыхания возрастает и количество органических кислот увеличивается в несколько раз. При наливе зерна и его созревании интенсивность дыхания также повышается, но количество органических кислот возрастает в меньшей степени, чем при прорастании (всего на 20—30%). При созревании зерна содержание органических кислот увеличивается за счет уксусной кислоты, количество яблочной кислоты резко уменьшается, аконитовой кислоты в зерне в фазе молочной спелости вообще нет (С. В. Солдатенков).

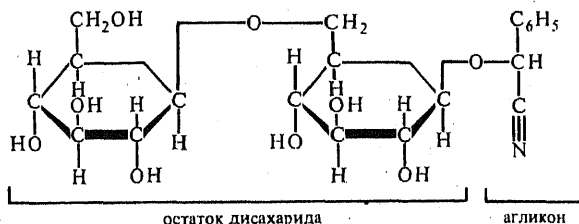
Таким образом, содержание органических кислот в тканях растений изменяется в зависимости от фазы его развития и условий среды.

**Гликозиды** — сложные вещества, образующиеся из сахаров (в основном из глюкозы) и одного или нескольких компонентов «несахаров» — агликонов. У  $\alpha$ - и  $\beta$ -форм моносахаридов гидроксильная группа, которая находится у первого атома углерода глюкозы и у второго атома углерода фруктозы, называется гликозидным гидроксилом. У олигосахаридов и полисахаридов моносахариды соединены между собой гликозидными связями.

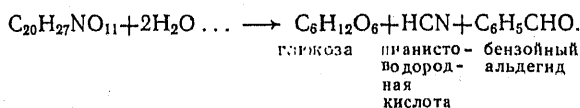
Если молекулы моносахаридов (глюкозы) соединяются с каким-либо спиртом неуглеводной природы за счет гликозидного гидроксила, то такие соединения называются гликозидами. Например:



В качестве неуглеводной части молекулы гликозидов могут быть, кроме остатков спиртов, и другие соединения: ароматические, гидроароматические, стероиды и алкалоиды. Гликозиды широко распространены, в основном это вещества, горькие на вкус, или со специфическим ароматом. В листьях и косточках плодов многих растений (вишня, абрикос, слива, персик, миндаль, рябина) содержится гетерогликозид амигдалин, который состоит из дисахарида гентиобиозы и агликона, содержащего бензойный альдегид и остаток синильной кислоты:



Амигдалин принадлежит к группе так называемых цианогенных гликозидов, токсичных для человека и животных. При гидролизе под действием фермента гликозидазы амигдалин расщепляется на глюкозу, цианистоводородную (синильную) кислоту и бензойный альдегид:



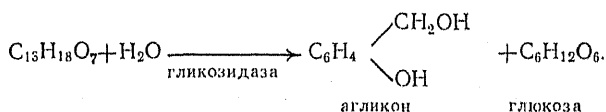
Синильная кислота амигдалина может вызвать тяжелые отравления.

К цианогенным гликозидам, содержащим синильную кислоту, относится вицин семян некоторых видов вики и фасоли. В клевере ползучем, сорго содержится ряд цианогенных гликозидов, токсичных для животных. В растении картофеля образуются ядовитые для человека и животных гликоалкалоиды.



ды — гликозиды, в которые в качестве агликаона входит алкалоид соланидин. Эти вещества, обладающие горьким вкусом, называются соланинами и чаконинами. В клубнях, а также стеблях картофеля содержится меньше гликоалкалоидов по сравнению с другими органами (молодыми листьями, цветками, ягодами). Наибольшее количество гликоалкалоидов обнаружено в ростках (4—5 мг% массы сухого вещества). Молодые клубни картофеля содержат около 10 мг% гликоалкалоидов, а зрелые — 2—4 мг%. В клубне эти токсические вещества распределены неравномерно, концентрируясь в наружных слоях. При очистке картофеля они отбрасываются. Соланины и чаконины накапливаются в зонах наиболее интенсивного обмена веществ — в тканях коры, в местах поранения. При хранении клубней на свету количество гликоалкалоидов значительно возрастает. Особенно много их в позеленевших участках, примыкающих к эпидермису. Накопление соланинов и чаконинов в клубнях усиливается в период их прорастания. Установлено, что картофель с содержанием гликоалкалоидов в количестве 20 мг% и более непригоден для потребления, особенно если клубни варили в кожуре.

В листьях и коре вербы содержится гликозид салицин, который при гидролизе с участием фермента гликозидазы расщепляется на глюкозу и агликон салиденол:



Гликозид кверцитрин содержится в листьях чая (1—2%), табака, а также в корнях некоторых видов дуба. Это флавоновые гликозиды, образующие желтые и оранжевые красящие вещества растений. В пыле кукурузы, хмеля, чая и в чешуе лука имеется агликон кверцитрина кверцетин — красящее вещество. Гликозид синигрин содержится в семенах горчицы черной и придает ей специфический запах и горький вкус. В некоторых видах полыни присутствует алкалоид абсинтин, придающий горькополынный вкус зерну хлебных злаков при засорении их этим сорняком.

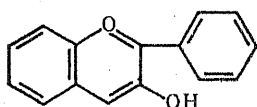
Большинство красных, голубых и пурпурных пигментов клеточного сока листьев, лепестков цветков, плодов, корней, стеблей многих растений (василька, столовой свеклы, вишни, сливы, смородины, брусники и др.) относится к группе веществ — антоцианам. Антоцианы — это гетерогликозиды, образующиеся в растениях в результате взаимодействия между сахарами и комплексными соединениями — антоцианидинами (агликоны).

Физиологическая роль гликозидов мало изучена, но их образование связано с физиологической функцией сахаров в

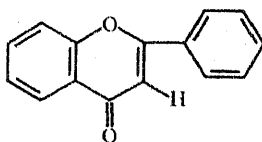
растениях; гликозиды считаются также запасным материалом для синтеза сахаров и связанных с ними комплексов. Кроме того, к гликозидам (так называемым N-гликозидам) относятся нуклеозиды, входящие в состав нуклеиновых кислот, и макроэргические соединения — АТФ, УТФ, ГТФ и др.

**Фенольные соединения.** Растения синтезируют большое количество разнообразных фенольных соединений (полифенолов) — от простейших фенолкарбоновых кислот (оксibenзойных и оксикоричных) до полимерных веществ (дубильные вещества, лигнины). Фенольные соединения играют важную роль в обмене веществ растения и имеют большое практическое значение.

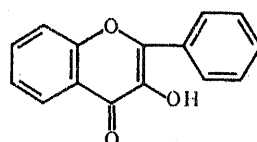
Водорастворимые фенольные гликозиды, в которых общей основной структурной единицей является  $C_{15}$  — скелет флаво-на, составляют большую группу флавоноидных пигментов. К ним относятся антоцианы, флавоны и флавонолы:



антоциан



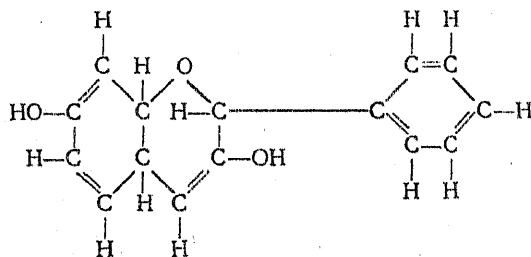
флавоон



флавонол

**Антоцианы.** Из всех растительных пигментов первое место по их распространению после хлорофилла занимают красные, синие и фиолетовые пигменты — антоцианы (anthos — цветок, kyanos — голубой). Химия антоцианов хорошо изучена, большинство их получают химическим синтезом. Особое внимание исследованию антоцианов уделял М. С. Цвет, который назвал их «растительными хамелеонами».

Антоцианы представляют собой производные 2-фенилбензопирилия и содержатся в растениях, как правило, в виде гликозидов, где остатки глюкозы, галактозы или рамнозы связаны с окрашенным агликоном.



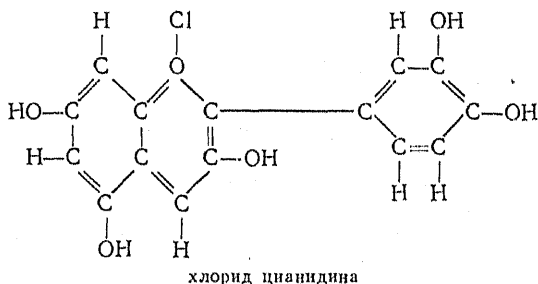
ядро бензопирилия

фенильное кольцо

Основной частью молекулы антоцианов является агликон антоцианидин-2-фенилбензопирилий. Из антоцианидинов в природе распространены красный пеларгонидин, малиновый циани-

дин, розово-лиловый дельфинидин и еще три пигмента, которые легко образуют метиловые эфиры — пеонидин, петунидин и мальвидин. Пеларгонидин и дельфинидин чаще всего встречаются в цветках, но их нет в листьях, а цианидин — в цветках и листьях. Антоцианы содержатся в клетках в виде гликозидов антоцианинов, но иногда они находятся не в соединении с сахаром, а в свободной форме антоцианидинов, которые и являются носителями красящих веществ. Наиболее распространен в растениях цианидин, имеющий два гидроксила в боковом фенильном кольце\*, который в соединении с двумя молекулами глюкозы образует красящее вещество цветка василька; он также входит в состав красящего вещества плодов вишни, сливы, смородины, брусники.

Производным цианидина является агликон красящего вещества антоциановой природы энидин, содержащийся в кожце ягод винограда; соединяясь с молекулой глюкозы, он образует энин — красящее вещество европейских красных сортов винограда:



Антоциановые пигменты эволюционно наиболее древние. По-видимому, они появились у простейших растений — гетеротрофов в процессе эволюции как продукты обмена веществ. С формированием хлоропластов в клетке, образованием фотосинтезирующих пигментов и переходом на автотрофный тип питания локализация и накопление антоцианов закрепились в клеточных оболочках и в клеточном соке вакуолей.

Флавоноидные пигменты и другие фенольные соединения в клетках мезофилла образуются в основном в хлоропластах. В этих органеллах в процессе фотосинтеза возникают фенольные соединения сравнительно простой структуры, 95% которых транспортируется в другие части клетки, где они подвергаются дальнейшим биосинтезам. Предполагается, что, кроме хлоропластов, в клетке имеется еще не менее двух механизмов образования фенольных соединений: один связан с эндоплазма-

\* Пеларгонидин имеет один гидроксил, а дельфинидин — три гидроксила.

тической сетью, второй включает митохондрии и микротельца (М. Н. Запрометов).

В основе образования антоцианов лежат альдольная конденсация и циклизация углеводов, в частности двух гексоз и одной триозы, причем образуются структуры  $C_6-C_3-C_6$ , играющие основную роль в метаболизме флавоноидных пигментов. Вариабельность антоциановой окраски в растениях связана с температурой воздуха, условиями освещения, питания и внутренними факторами, в частности рН клеточного сока. Спектр поглощения антоцианов в большинстве случаев является дополнительным к спектру поглощения хлорофилла. Антоцианы поглощают лучи, которые мало поглощаются хлорофиллом. Наивысшее содержание антоцианов у растений наблюдается весной и осенью, т. е. в холодное время вегетационного периода. Значительное количество их содержится в альпийской растительности. Установлено, что в листьях картофеля, капусты, цитрусовых, хлопчатника, яблони при недостатке калия появляются коричневые, бронзовые и пурпурные пятна. Антоцианы появляются также при недостатке фосфора в клетках нижней стороны листьев. Недостаток магния у хлопчатника приводит к появлению листьев с пурпурно-красной окраской тканей между жилками, которые остаются зелеными.

Антоцианидины могут существовать в виде оксониевых соединений фиолетовой окраски и щелочных солей красного цвета, а также бесцветных соединений. Красные лепестки цветков примулы в парах аммиака приобретают фиолетовую окраску, в парах уксусной кислоты — красную. Во всех случаях параллельно с накоплением антоцианов усиливается разрушение хлорофиллов.

В течение ряда лет в лаборатории фотосинтеза Украинской сельскохозяйственной академии проводили исследования физиологических и биохимических особенностей антоцианосодержащих растений с целью выяснения физиологической роли антоцианов (Р. В. Нагорная). Объектами исследований служили антоциановые и зеленые формы клещевины, периллы, кукурузы, капусты кочанной, кольраби и декоративной.

Многие исследователи связывали физиологическую роль антоцианов с их способностью поглощать лучистую энергию солнца и указывали на возможность участия антоцианов в процессе фотосинтеза. В проведенных Р. В. Нагорной исследованиях определенных закономерностей в реакциях, сопряженных с ассимиляцией углерода, у антоцианосодержащих растений обнаружено не было. Сравнительные исследования динамики пигментов, интенсивности и продуктивности фотосинтеза, фотохимической активности листьев показали, что между растениями с красными и зелеными листьями не имеется существенных различий.

Исследования поглощения энергии фотосинтетически активной радиации, проведенные в полевых и лабораторных условиях, а также литературные данные свидетельствуют о том, что антоцианосодержащие растения по сравнению с зелеными отличаются более интенсивным поглощением световой энергии. В листьях исследованных антоциановых растений на долю антоцианов приходилось 12—30% общей суммы поглощенной радиации. Часть поглощенной антоцианами солнечной радиации, превращаясь в тепло, вызывала некоторое повышение температуры листьев. Так, разница температур у красных и зеленых листьев в солнечную погоду составляла до 3,6°C, а в пасмурные и холодные дни — не более 0,5—0,6°C.

Растения с антоциановой пигментацией характеризуются более интенсивной транспирацией. Поглощенная антоцианами световая энергия влияет на внутренние эндогенные процессы растения, изменяя обмен веществ. Антоциановые растения по сравнению с зелеными отличаются повышенным содержанием растворимых углеводов и пониженным — белкового азота.

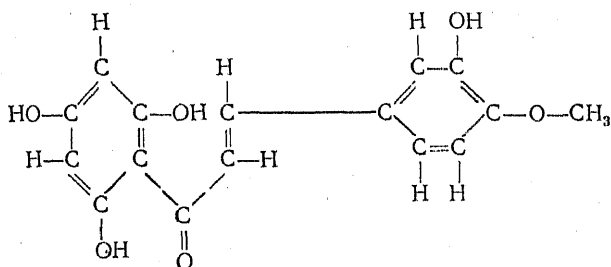
При изучении активности ферментов из класса оксидоредуктаз и интенсивности дыхания установлена связь между активностью окислительно-восстановительных процессов в растениях и наличием в них антоцианов. В модельных опытах с вакуум-инфильтрацией антоциановых пигментов в этиолированные и зеленые проростки ржи и пшеницы обнаружена прямая зависимость интенсивности дыхания от антоцианов. В листьях антоциановых растений во всех случаях была установлена высокая активность окислительно-восстановительных ферментов (аскорбиноксидазы, полифенолоксидазы, пероксидазы). Полученные результаты и литературные данные о повышенной интенсивности дыхания органов антоциановых растений позволяют утверждать, что антоцианы, будучи активаторами ферментов класса оксидоредуктаз, участвуют в процессах биологического окисления. В этом заключается, по-видимому, одна из основных физиологических функций антоцианов в растениях.

Появление антоцианового окрашивания при неблагоприятных условиях связано со стимулированием интенсивности окислительных реакций. Усиление окислительной активности физиологических процессов у растений с антоциановой пигментацией и обуславливает их повышенную устойчивость к неблагоприятным внешним условиям.

Флавоны и флавонолы. Флавоны (от латинского *flavus* — желтый), как и антоцианы, встречаются в вакуолях, часто в больших концентрациях, и сосредоточены преимущественно в эпидермальных тканях. Очень много флавонов в тропических и альпийских растениях, в которых они играют роль поглотителей ультрафиолетовых лучей и тем самым предохра-

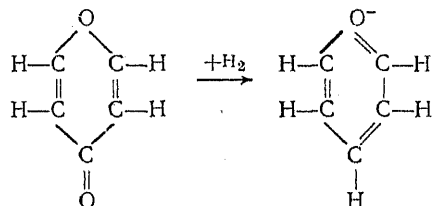
няют хлорофилл и цитоплазму от разрушения. Обычно в растениях имеется два флавона — апигенин и лутеолин.

Флавоновые соединения образуются из халконов простым замыканием кольца через кислород с отдачей атомов водорода:



халкон

Установлено, что для синтеза пигмента у большинства растений как рецептор света необходим хромопротеид фитохром. При восстановлении пириновой группы флавонов в пирилиевую образуются антоцианы:

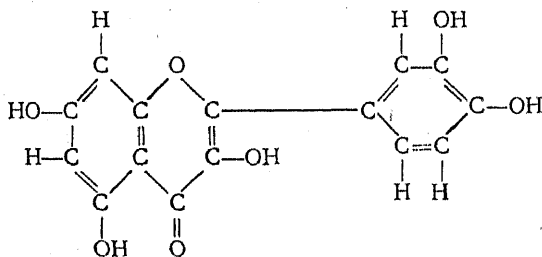


пириновая группа

пирилиевая группа

Флавонолы, которые соответствуют трем главным типам антоцианидинов — кемпферол, кверцетин и мирицетин — содержатся вместе с антоцианидинами в цветках и листьях. Они отличаются от флавонов наличием гидроксильной группы в положении 3, как и у антоцианидинов.

Самым распространенным флавонолом является кверцетин — пигмент, характерный для дуба (*Quercus*), от которого он и получил название:



Кверцетин и его производные обнаружены в конском каштане, листьях винограда, хмеля, чая, ясеня, фиалки, молочая, софоры, клевера, гречихи, розы, груши, сливы, боярышника, пыльце кукурузы, чешуях лука.

К подобным флавоноидным пигментам относится катехин, который представляет собой основную структурную единицу многих дубильных веществ и связывает между собой антоциановые и флавоновые пигменты. Для разделения смеси флавоноидных пигментов используют их неодинаковую растворимость в органических растворителях: феноле, этилацетате и др. Раствор сложной смеси таких пигментов можно разделить на компоненты с помощью хроматографии.

Генетики изучили наследование флавоноидных пигментов и гены, контролирующие их образование и концентрацию. Флавоноиды идентифицированы у большинства растений.

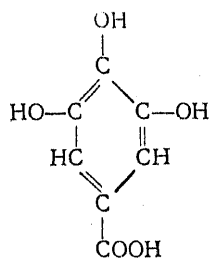
Функция флавоноидных пигментов заключается главным образом в их участии в окислительно-восстановительных процессах.

В. И. Палладин еще в 1908 г. придавал флавонолам роль «дыхательных пигментов», активаторов водорода, которые принимают непосредственное участие в процессе биологического окисления. Новые экспериментальные данные подтверждают это.

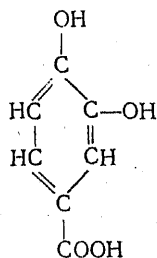
Антоциансодержащие листья по сравнению с зелеными больше поглощают, но меньше отражают и пропускают лучистой энергии в зеленой части спектра. Поглощенная антоцианами лучистая энергия, по-видимому, используется различными регуляторными системами метаболических процессов. Кроме того, флавонолы обуславливают окраску цветков и плодов. Многие флавонолы и антоцианидины токсичны для паразитических организмов.

Таким образом, флавоноидные пигменты, которые в растениях встречаются в форме гликозидов, участвуют в обменных реакциях приспособления растений к внешним условиям. Установлено также, что в опавших листьях флавонолы, например рутин, расщепляются грибами и бактериями до простых фенолов и окиси углерода, которые в дальнейшем в почве могут связываться в полимеры — гуминовые кислоты.

Дубильные вещества содержатся во многих растениях. Они образуют с белками нерастворимые соединения. Дубильными веществами могут быть соединения, по своей химической природе являющиеся эфирами ароматических оксикарбоновых кислот (производные галловой и протокатеховой кислот), и вещества, близкие к антоцианам и производным флавона и флавонола, — катехин ( $C_{15}H_{14}O_6$ ).



галловая кислота



протокатеховая кислота

В некоторых растениях галловая кислота содержится в свободном состоянии, например в сумахе, листьях чая, дубовой коре, корнях гранатового дерева, листьях винограда.

Катехины являются основной структурной единицей дубильных веществ. Они образуют сложные эфиры с галловой кислотой. Дубильные вещества зеленого чайного листа содержат около 12% свободной галловой кислоты и около 78% катехинов. Катехины и их эфиры с галловой кислотой легко окисляются под действием окислительных ферментов, в результате чего образуются более высокомолекулярные дубильные вещества из нескольких молекул катехинов и катехингаллатов. Этот процесс окисления происходит при производстве черного чая из зеленых листьев.

Физиологическое значение дубильных веществ, возможно, связано с их легкой окисляемостью, поскольку они имеют способность быть «акцепторами» при дыхании и других физиологических процессах. Возможно, что они играют определенную роль в создании поверхностного слоя цитоплазмы и клеточных оболочек и участвуют в образовании древесины.

Каучук способны синтезировать в своих тканях многие растения, но накапливают его только некоторые из них. В тропических странах главным источником натурального каучука является дерево гевея (*Hevea brasiliensis*). Очень близка к каучуку по своему химическому составу гуттаперча, которую добывают из тропического дерева *Palaquium gutta*. К растениям-каучуконосам относятся кок-сагыз и тау-сагыз (семейство Астровые). Важнейшими гуттаперченосами флоры нашей страны являются кустарник бересклет (*Evonymus*) и дерево эвкомия (*Eucommia*), которые культивируют в субтропиках.

Каучук и гуттаперча — высокомолекулярные углеводороды, эмпирическая формула которых  $(C_5H_8)_n$ . Это продукты полимеризации изопрена: каучук содержит 500—5000 остатков изопрена, а цепочка гуттаперчи — около 100.

Каучук может накапливаться в разных тканях растений — млечных трубочках, клетках основной паренхимы и ассимиляционных тканях листа. Много его в млечном соке (латексе).



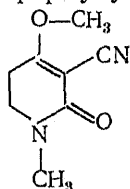
гевей и в корнях кок-сагыза. Наряду с каучуком в млечном соке содержатся смолы, белки, сахара, аминокислоты, фосфатиды, крахмал и др. Считают, что каучук и гутта не могут передвигаться по тканям и органам растений, а накапливаются в местах синтеза.

Углеводы и ацетат служат исходными веществами для синтеза каучука. Биосинтез каучука и гутты тесно связан с биосинтезом каротиноидов и терпенов. Эти вещества образуются из того же предшественника изопрена с участием кофермента А.

**Алкалоиды** — гетероциклические соединения, в молекулах которых содержится азот, входящий в состав циклов. Алкалоиды являются органическими основаниями и с кислотами образуют соли. Они находятся в растениях чаще всего в виде солей яблочной, винной, лимонной и других кислот, растворимых в воде. В свободном состоянии в воде не растворяются, но растворяются в органических растворителях. Алкалоиды — физиологически активные вещества, действуют на животный организм, многие из них ядовиты.

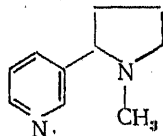
По строению алкалоиды очень разнообразны. В зависимости от химической природы азотистого гетероцикла, входящего в их состав, они делятся на производные пиридина, пирролидина, хинолина, индола, пурина.

К производным пиридина А. П. Орехов относит ригинин, который имеет следующую формулу:



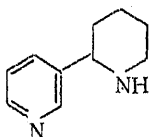
Ригинин содержится во всех органах растений клещевины: в зеленых листьях его накапливается 1,33—1,37% сухой массы, этиолированных — до 2,5%, в семени значительно меньше: в эндосперме — 0,03%, в оболочке — 0,15%. Ригинин очень токсичен, это единственный алкалоид, содержащий CN-группу. После получения касторового масла жмых клещевины на корм скоту не используют.

Алкалоид табака и махорки — никотин состоит из двух гетероциклов — пиридинового и пирролидинового:



Содержится в листьях. Очень токсичен.

Алкалоид анабазин имеет также пиридиновое ядро, но соединенное с пиперидиновым кольцом:



Анабазин выделен из табака (*Nicotiana glauca*). Содержание его в листьях различных видов табака сильно колеблется — от 1 до 10% массы сухого вещества.

В синтезе алкалоидов важную роль играет корневая система. Методом прививок доказано, что синтез никотина происходит в корнях. Исследованиями А. А. Шмука и Г. С. Ильина установлено, что черенки растений, содержащих алкалоиды (табак, белладонна, дурман), привитые на корни растений, не содержащих алкалоидов (томат, паслен), неспособны синтезировать собственные алкалоиды. При обратных прививках в листьях томата и паслена накапливалось значительное количество алкалоидов, свойственных подвою.

Очень много алкалоидов в различных видах люпина: в них встречается более 20 алкалоидов хинолизидинового строения. Наиболее распространены лупинин ( $C_{10}H_{19}NO$ ), лупанин ( $C_{15}H_{24}NO$ ), оксилупанин ( $C_{15}H_{24}N_2O_2$ ). Особенно токсичен лупанин, содержащийся в люпине узколистном и белом. Алкалоиды накапливаются в зеленых частях растения, в листьях, особенно молодых, их больше, чем в стеблях. Содержание алкалоидов достигает максимума при цветении растений, затем их количество в листьях и стеблях уменьшается. Алкалоиды накапливаются и в семенах люпина (от 1 до 3% массы сухого вещества). В так называемых безалкалоидных сортах люпина алкалоидов практически нет.

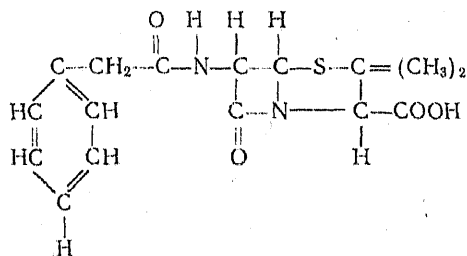
Исследования показали, что алкалоиды играют определенную роль в обмене веществ растений. Так, с накоплением в табаке белков содержание никотина уменьшается. Установлена тесная связь между интенсивностью роста растения табака, его азотным питанием и образованием никотина. С помощью изотопного метода обнаружено, что алкалоид горденин, накапливающийся в проростках ячменя, по мере развития и созревания растений постепенно исчезает, превращаясь в лигнин. Доказано, что исходными продуктами для биосинтеза алкалоидов являются аминокислоты. Так, при подкормке растений махорки орнитинном значительная часть радиоактивного углерода этой аминокислоты обнаруживается в пирролидиновом кольце никотина.

Таким образом, алкалоиды являются определенной формой, с помощью которой происходит превращение азотистых соеди-

нений в растениях, обезвреживается их токсичность и сохраняются азотистые продукты обмена веществ. Кроме того, возможно участие алкалоидов в окислительно-восстановительных процессах в растениях.

Антибиотики — это вещества, которые образуются микроорганизмами и высшими растениями и способны угнетать и даже убивать другие микроорганизмы. Открытие антибиотиков, имеющих важное значение для медицины, — величайшее достижение науки. Идея об использовании одних микроорганизмов для борьбы с другими была выдвинута выдающимся русским микробиологом И. И. Мечниковым, который предложил применять молочнокислые микробы для борьбы с гнилостной микрофлорой кишечника.

Антибиотики относятся к различным классам химических соединений. Некоторые из них, например пенициллин и стрептомицин, очень эффективны и широко применяются в медицинской практике для лечения инфекционных заболеваний. Указанные антибиотики в определенных концентрациях нетоксичны для организма человека. Антибиотик пенициллин выделен из плесени *Penicillium notatum* и некоторых других плесневых грибов. Его формула



Механизм действия антибиотиков на микроорганизмы заключается в том, что они влияют на те или иные ферменты, угнетая или приостанавливая их деятельность. Антибиотики обнаружены во многих лишайниках. Например, выделенный из исландского мха (*Usnea barbata*) антибиотик получил название усниновой кислоты. Она угнетает рост туберкулезной микобактерии.

Антимикробные вещества высших растений были открыты советским ученым В. П. Токиным в 1928 г., который назвал их фитонцидами. К таким веществам относятся аллицин чеснока, копитин копытника, томатин листьев томата, рафинин семян редиса и др. Выделяют антибиотики листья желтой акации, дуба, ольхи, смородины и др.

Фитонциды, образуемые растениями, — биологически активные вещества. Они убивают бактерии, микроскопические грибы

и простейшие организмы или подавляют их рост и развитие. Химическая природа фитонцидов очень разнообразна. В большинстве случаев это не одно вещество, а комплекс органических соединений, гликозидов, дубильных веществ и других так называемых вторичных метаболитов.

Образование фитонцидов — это свойство всех растений, возникшее в процессе эволюции как один из факторов естественного иммунитета растений. Фитонциды могут также участвовать в теплорегуляции и в иных процессах жизнедеятельности растений. Различают неэкскретные фитонциды цитоплазмы и летучие выделения в атмосферу и почву. Так, 1 га соснового бора выделяет за сутки 5 кг летучих фитонцидов, а можжевельника — 30 кг. Воздух в молодых сосновых насаждениях практически стерилен. Препараты из растений, содержащие фитонциды, применяют в медицине, ветеринарии, при хранении плодов и овощей, в пищевой промышленности.

### КОНСТИТУЦИОННЫЕ И ЗАПАСНЫЕ ВЕЩЕСТВА

Все содержащиеся в растении органические вещества делят на конституционные и запасные. Конституционные соединения являются структурными компонентами скелетной основы растения, его осевых частей и органов, а также цитоплазмы и органелл растительной клетки. К ним относятся главным образом полисахариды, преимущественно клетчатка, белки, нуклеиновые кислоты и липиды.

Запасные вещества, которые откладываются в различныхместилищах, разнообразны по химической природе. Однако основными являются три группы: безазотистые вещества — углеводы, жиры и азотистые вещества — белки. Кроме того, во мместилищах запасов встречаются гликозиды, алкалоиды, фосфатиды, дубильные вещества и др.

По содержанию запасных веществ семена растений можно разделить на три группы: масличные, крахмалистые и содержащие большое количество белков. Интересно отметить, что в природе преобладают виды растений (90%) с масличными семенами (табл. 24). Физиологический смысл данного явления состоит в том, что накопление жира энергетически более эффективно, кроме того, при окислении запасных жиров в процессе прорастания семян выделяется значительное количество воды.

Семена масличных и бобовых растений содержат большое количество белковых веществ. Запасной крахмал — это вторичное образование в клетке, он отличается от ассимиляционного крахмала. Вторичный крахмал образуется в митохондриях, но особенно много его накапливается в бесцветных пластидах: амилопластах и лейкопластах.

**24. Содержание жиров, углеводов и белков в семенах различных сельскохозяйственных растений**

Семена	Содержание, %		
	жиров	углеводов	белков
Клещевина	60—65	15	24—29
Подсолнечник	45—55	10	30
Мак	40—50	25	19
Конопля	30—35	20	18
Лен	30—35	25	23
Пшеница	1,8	69	14—18
Овес	5,3	60	12
Гречиха	2,7	72	10
Кукуруза	5,8	66	10
Горох	3,0	52	29
Фасоль	2,8	50	23
Соя	18,0	24	44
Люпин	5,3	29	40

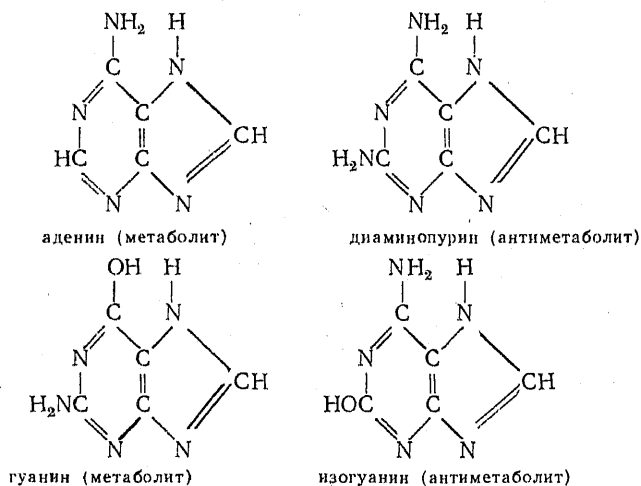
К вторичным продуктам ассимиляции, которые откладываются в цитоплазме, пластидах и вакуолях при их высыхании, относятся белковые вещества, синтезируемые в виде протеиновых зерен в живых периферических клетках запасающей ткани семян пшеницы, ржи и других злаков. Протеиновые зерна содержатся также в масличных семенах клещевины, грецкого ореха и др. Запасные белки по своему строению и составу отличаются от конституционных живых белков, составляющих основу цитоплазмы. Запасные жиры в семенах откладываются в виде капелек и легко извлекаются органическими растворителями (например, эфиром). Жир, являющийся структурным компонентом протопласта, можно получить только после распада сложных комплексов белков с жирами и липоидами, что происходит при денатурации белков цитоплазмы.

### **МЕТАБОЛИТЫ И АНТИМЕТАБОЛИТЫ (ИНГИБИТОРЫ)**

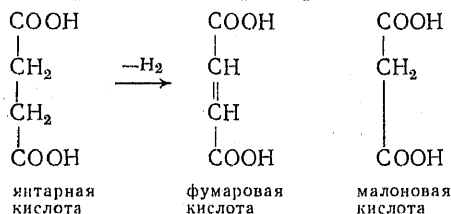
В биохимии открыты так называемые метаболические циклы, в процессе которых в организме осуществляется или полный распад сравнительно несложных по своему строению соединений различных продуктов обмена веществ (сахара, уксусная кислота, лимонная кислота и др.) — метаболитов, или синтез тех или иных соединений. К таким циклам относятся цикл трикарбоновых кислот, пентозофосфатный цикл, цикл превращения углерода при фотосинтезе, циклы образования и превращения азотистых веществ, жиров.

Антиметаболиты — это вещества, подобные метаболитам, но несколько отличающиеся от них строением. Так, аденин является метаболитом, а отличающийся от него лишь

одной лишней аминогруппой диаминопурин — антиметаболитом. Диаминопурин угнетает размножение многих бактерий, аденин служит в этом случае противоядием. Метаболиты и антиметаболиты как бы соревнуются между собой в организме за место действия, за субстрат:



Фермент сукциндегидрогеназа катализирует окисление янтарной кислоты с образованием fumarовой кислоты:



Антиметаболитом является малоновая кислота, которая в опытах *in vitro* связывается с сукцинатдегидрогеназой и этим включает действие фермента, препятствует окислению янтарной кислоты. Следовательно, антиметаболиты чужды для организма, они нарушают нормальный ход ферментативных реакций и биохимических процессов в клетке.

## ВЗАИМОСВЯЗЬ ПРОЦЕССОВ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

Основной орган биосинтеза растения — лист. Он является полужункциональным органом. В нем осуществляются многочисленные и разнообразные метаболические процессы, связанные с формообразовательными процессами роста и развития растения. Характерная физиолого-биохимическая особенность ли-

ста — сочетание фото- и биосинтезов. В листе происходят трансформация энергии, метаболизм углеводов, аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, липидов, органических кислот, витаминов, веществ вторичного происхождения (фенольные соединения, дубильные вещества, антоцианы, алкалоиды) и зольных элементов.

Наблюдаемые различия между отдельными типами метаболизма в листьях разных видов растений обусловлены филогенетическими особенностями и признаками. Метаболические процессы в листе взаимосвязаны с обменом веществ, происходящим в корневой системе, и метаболизмом в других органах и тканях растения.

Закономерность, взаимосвязь процессов обмена веществ определяются прежде всего химическими и физическими свойствами веществ, входящих в состав растительного организма. Ведущая роль в этом принадлежит белкам. Они входят в состав ткани и участвуют как биокатализаторы-ферменты во всех превращениях веществ. В основе различных метаболических процессов и создании обменных и запасных фондов органических веществ в растении лежат фотосинтез и дыхание.

В растительном организме можно определить пять основных направлений обмена веществ — углеводов, липидов, аминокислот, пуринов и пиримидинов и обмен органических кислот, которые являются основой метаболизма высокомолекулярных соединений. Между этими видами обмена и в каждом из них в постоянной взаимосвязи происходят процессы синтеза и распада, между которыми поддерживается равновесие. Это равновесие регулируется ферментными системами с активаторами и ингибиторами и контролируется генетически.

Основой взаимопревращений углеводов, аминокислот, липидов и органических кислот являются пировиноградная кислота, реакции цикла трикарбоновых и дикарбоновых кислот (рис. 66).

Решающее значение в определении направленности и интенсивности обмена веществ в растительном организме имеет сложная система катализаторов: ферменты и физиологически активные вещества. Направленность ферментативных реакций в живой клетке зависит в значительной мере от пространственного разъединения ферментов протоплазмы, а также от субстратов.

Цитоплазма — многофазная система с широкоразвитыми и разнообразными структурными образованиями, с которыми связаны определенные функции, а именно: фотосинтез с хлоропластами, дыхание с митохондриями, биосинтез белков с полирибосомами. Ритмичность ферментативных процессов как приспособительная функция растительного организма к внешним условиям обусловлена специфичностью ферментов и различны-





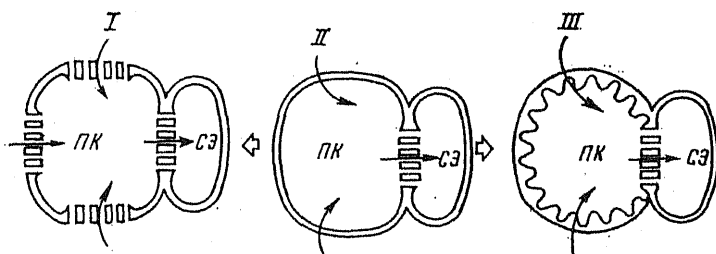


Рис. 67. Проводящая система листа:

I тип — оболочки паренхимных клеток пересечены множеством плазмодесм, сгруппированных в виде плазмодесменных полей, общая численность их в клетке 15—20 тыс. (древесные растения); II тип — оболочка паренхимных клеток гладкая, без плазмодесм, кроме стенки, обращенной к ситовидным элементам (травянистые растения); III тип — оболочка паренхимных клеток также не имеет плазмодесм, но гладкая только снаружи, внутри клетки она разрастается в виде сети протуберанцев, многократно увеличивающей поверхность плазмалеммы (сем. Буковые, Мареновые, Мимозовые и др.).

хлоропластах фотосинтезирующих клеток первичные ассимиляты подвержены быстрому взаимопревращениям с помощью находящихся там ферментов. Методом меченых атомов доказано, что вслед за синтезом начинается непрерывный отток продуктов фотосинтеза из листьев.

Передвижение ассимилятов начинается в хлоропластах, цитоплазме и продолжается в специализированных проводящих клетках флоэмы. Заполнение флоэмы продуктами фотосинтеза происходит через окончания проводящей системы листа — мелкие жилки.

Исследованиями структуры мелких жилок листа, проведенными Ю. В. Гамалея у представителей 50 семейств двудольных растений, обнаружены таксономические различия и выделено три структурных типа мелких жилок. Ведущие диагностические признаки типов относятся к структуре паренхимных клеток (ПК) флоэмы (спутников ситовидных элементов), которые аккумулируют ассимиляты и передают их в ситовидные элементы (СЭ) (рис. 67).

Транспорт синтезированных в листьях органических веществ — ассимилятов — заканчивается в потребляющих тканях, где они расходуются в процессе метаболизма или откладываются в запас. Они могут передвигаться вверх по стеблю к растущей верхушке его или к созревающим плодам и вниз из листьев в стебли и оттуда к растущим корням или подземным запасовместилищам.

В оттоке ассимилятов свободное пространство является промежуточной зоной между фотосинтезирующими и проводящими клетками листовой пластинки. Доказано, что ассимиляты, образующиеся в мезофилле листовой пластинки, быстро появляются в свободном пространстве, затем передвижение их, по-видимому, осуществляется с помощью сети проводящих пуч-

ков, адсорбирующих сахара из свободного пространства во флоэму и к потребляющим органам (А. Л. Курсанов, М. И. Бровченко).

В хлоропластах образуются моносахариды (триозофосфаты), из которых в цитоплазме синтезируется сахароза, являющаяся основным транспортным углеводом. Отток сахарозы идет в стебель, корни, плоды, где концентрация ее ниже, чем в листьях. Передвижение азотистых веществ происходит в форме аминокислот и амидов (аспарагина и глутамина) по такому же градиенту концентрации. Следовательно, образовавшиеся в листьях органические вещества могут передвигаться в разных направлениях.

Осенью, когда приближается период листопада, кроме непрерывного оттока ассимилятов, наблюдается еще отток из листьев органических и минеральных веществ в большинстве прочно связанных соединений. Очевидно, в связи с постепенным старением клеток и распадом части конституционных веществ происходят их перестройка и отток. Опадающие листья растений содержат значительно меньше азота, фосфора и калия, чем жизнедеятельные. Наоборот, соли кальция полностью остаются в опавших листьях. Такое перемещение веществ наблюдается не только у многолетних, но и у однолетних растений, у которых ко времени созревания семян все части — листья, стебли, корни — постепенно опустошаются и отмирают.

Если кукурузу до цветения выращивать на питательной смеси (Кюпа, Прянишникова и др.), а после цветения — на дистиллированной воде, то растение может образовать нормальные семена. Это свидетельствует о том, что формирование семян произошло за счет пластических веществ, содержащихся в стеблях, листьях и корнях. В период созревания кукурузы питательные вещества перемещаются из вегетативных органов в репродуктивные. Такое же явление наблюдается при послеуборочном дозревании. При отложении в запас происходят процессы, противоположные тем, которые наблюдаются при прорастании. Из притекающих сахаров и аминокислот в запасящих органах создаются полисахариды, жиры и запасные белки. Все эти процессы идут с выделением воды, поэтому созревание семян или осеннее созревание древесины может осуществляться при большей сухости воздуха. В этом случае вода из семян и из древесины легко и непрерывно удаляется через ксилему.

Таким образом, растворы по флоэме движутся от донора к акцептору. Современные представления о механизме флоэмного транспорта исходят из теории перетекания растворов (или теории тока под давлением), предложенной первоначально немецким физиологом К. Мюнхом, сыгравшей большую роль в развитии учения о передвижении веществ у растений. Согласно

этой теории, движущая сила транспорта веществ во флоэме определяется разностью осмотического и тургорного давлений на противоположных концах проводящей ткани. Эта теория иллюстрируется системой, состоящей из двух осмометров *A* и *B*, соединенных трубкой (рис. 68).

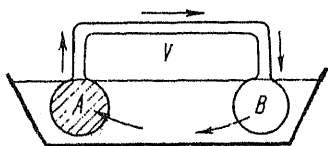


Рис. 68. Схема, иллюстрирующая теорию перетекания растворов.

Концентрация раствора в осмометре *A* выше, чем в осмометре *B*. При погружении осмометров в ванну с водой в системе произойдет движение жидкости: осмометр *A* начнет насыщать воду, и внутри системы возникнет сильное гидростатическое давление, выше, чем осмотическое давление в осмометре *B*; вода сквозь стенки осмометра *B* будет выдавливаться в ванну с водой. Раствор по соединительной трубке *V* начнет перетекать в осмометр *B* и замещать выдавливаемую из него воду. Этот процесс будет происходить до уравновешивания концентраций в осмометрах *A* и *B*.

Если от физической модели перейти к растению, то осмометр *A* можно уподобить листу, в котором синтезируются и накапливаются ассимилянты, осмометр *B* — потребляющим тканям и запасующим органам, соединительную трубку *V* — флоэме.

К. Мюнх допускал, что растворы сахаров и других подвижных веществ транспортируются по ситовидным трубкам и, проходя через плазмодесмы, фильтруются через цитоплазму, заполняющую каналы плазмодесм симпласта. Позже было установлено, что в растении образовавшиеся при фотосинтезе сахара активно накачиваются в ситовидные трубки мелких листовых жилок. Этот процесс, называемый загрузкой флоэмы, происходит против градиента концентрации. У сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) сахароза накачивается в концевые трубочки непосредственно из окружающих клеток мезофилла и мелких межклетников. Транспорт сахарозы во флоэму сопряжен с активным метаболизмом. Предполагается, что совместно с сахарозой проникает и водород ( $H^+$ ) через специфическую пермеазу, присутствующую в плазмалемме ситовидных трубок, по градиенту pH и электрохимическому градиенту.

На 1 см<sup>2</sup> листовой пластинки пшеницы приходится  $2 \cdot 10^3$  плазмодесм между клетками мезофилла и флоэмы, и транспорт ассимилянтов в листьях этой культуры происходит исключительно через плазмодесмы путем диффузии.

В нашей стране транспорт органических веществ в растении всесторонне изучается в Институте физиологии растений имени К. А. Тимирязева АН СССР под руководством А. Л. Курсанова. Экспериментальные данные показали, что передвиже-

ние пластических веществ в проводящих тканях флоэмы осуществляется в результате переноса молекул в цитоплазме, образуя через плазмодесмы непрерывный путь. Установлено, что передвижение органических веществ в растении на большие расстояния происходит по живым клеткам ситовидных трубок. Механизм переноса и накопления органических веществ зависит от активной функции клеток, которая обуславливается гидрофильностью коллоидов, дыханием, обменной адсорбцией ионов.

Согласно метаболической теории транспорта органических веществ (А. Л. Курсанов), передвижение органических веществ по флоэме связано с использованием энергии дыхания (АТФ). Доказано, что быстрое передвижение органических веществ по ситовидным трубкам сопровождается интенсивным дыханием.

У сахарной свеклы сахара из клеток мезофилла листа перемещается в свободное пространство апопласта и затем в окончания проводящих пучков за счет энергии фотофосфорилирования. Установлена зависимость между дыханием и накоплением в клетке растворенных веществ. При аэробном окислении одного моля глюкозы до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  свободная энергия в системе уменьшается на 2819 кДж. Часть этой энергии может быть израсходована для накопления в клетке растворенных веществ.

Количество свободной энергии, необходимое для переноса растворенного вещества из внешнего раствора меньшей концентрации в клеточный сок, в котором концентрация веществ выше, можно рассчитать по формуле

$$\Delta G = RT \ln \frac{C_1}{C_0},$$

где  $\Delta G$  — свободная энергия, Дж/моль;  $R$  — газовая константа;  $T$  — абсолютная температура, °С;  $C_1$  — концентрация растворенного вещества внутри клетки;  $C_0$  — концентрация вещества внешнего раствора;  $\ln$  — знак натурального логарифма.

Так, если концентрация электронейтральных молекул вещества в клетке составляет  $10^{-2}$  М, а во внешней среде  $10^{-4}$  М, то минимальное количество энергии, которое должно быть затрачено на перенос одного моля вещества против градиента концентрации при 20 °С, будет равно 11 175 Дж/моль.

Количество энергии, освобождающееся при окислении 1 моля глюкозы, может быть использовано для переноса в клетку против градиента концентрации 2819000/11175 молей вещества. В действительности на такой перенос затрачивается значительно больше энергии, так как часть ее расходуется на диффузию молекул вещества через мембрану и отток пластических ве-

ществ из клетки, который происходит одновременно с поступлением веществ в клетку.

В онтогенезе растения растущим и запасавшим тканям принадлежит ведущая роль в ориентации потоков ассимилятов из листьев. В растении возникает несколько аттрагирующих (потребляющих) зон: верхушечная меристема стебля, кончики корней, участки интеркалярного роста, плоды и запасавшие паренхимные ткани — это главные центры, между которыми распределяется большая часть подвижных ассимилятов. Указанные зоны возникают в определенной последовательности соответственно программе онтогенеза растения. Потребность в ассимилятах у каждого из таких центров в онтогенезе неодинакова.

У одних аттрагирующих центров она может уменьшаться, у других — возрастать.

У древесных растений важной аттрагирующей зоной является камбиальный слой ствола, ветвей и корней. Ежегодное утолщение стволов деревьев, образование колец наглядно свидетельствует об этом. В годы обильного плодоношения древесных пород в результате большого притока ассимилятов к плодам наблюдается ограничение питания камбия и уменьшение годовичного прироста древесины.

При образовании и развитии репродуктивных органов у цветков вначале возникает относительно слабая потребность в ассимилятах, которая обычно удовлетворяется за счет близлежащих листьев. После оплодотворения потребление ассимилятов у них сильно возрастает. Наблюдения показали, что у плодовых деревьев и хлопчатника часть завязавшихся плодов не приобретает достаточной аттрагирующей силы, вследствие чего они опадают.

У пшеницы образовавшиеся зерновки в первое время потребляют мало ассимилятов, которые при продолжающемся росте стебля могут оттекать из элементов колоса в зоны растяжения стебля и частично откладываться в стебле в запас.

Начальные процессы биосинтеза органического вещества — фотосинтез и завершающее звено — плодообразование и формирование урожая связаны между собой прямыми и обратными связями через сложные совокупности процессов транспорта ассимилятов, общего метаболизма, энергообмена под контролем регуляторных систем.

Опыты с обогащением тканей растения фитогормонами (цитокинины, ауксины) показали, что их действие на приток ассимилятов в основном сказывается через усиление нуклеиново-белкового обмена и роста ткани, препятствуя старению клеток флоэмы и аттрагирующих меристем. Практические приемы чеканки хлопчатника и пасынкования томата основаны на том, что удаляются конкуренты — молодые побеги, и тем самым

усиливается приток ассимилятов к генеративным органам растений.

В опытах с выращиванием фасоли при 30%-ной интенсивности дневного света наблюдалось увеличение притока ассимилятов к верхушке побега и ослабление их транспорта в корни; при создании нормального освещения через 1—2 ч отток ассимилятов к верхушке побега и к корням восстанавливался, что свидетельствует об эндогенной регуляции потока ассимилятов и влиянии на него внешних факторов.

По данным А. Л. Курсанова, в направленном транспорте ассимилятов в растениях участвуют в основном три системы: 1) выталкивающая, или нагнетающая, сосредоточенная в листе; 2) проводящая, связанная с деятельностью флоэмы; 3) аттрагирующая — меристематические и запасающие ткани. Из них на долю последней приходится основная роль в ориентированном транспорте ассимилятов по флоэме.

Транспорт органических веществ происходит и по ксилеме с пасоккой, которая по своему составу близка к продуктам метаболизма и первичного синтеза, происходящего в корнях. Пасока несет к побегам смесь органических веществ: аминокислоты и неиспользованные акцепторы — органические кислоты. Первые расходуются на синтез и обновление белков в побегах, другие — на переаминирование и дыхание.

Превращение углеводов в корневой системе происходит через гликолиз и цикл Кребса, таким образом осуществляется подготовка углеродных акцепторов к первичной ассимиляции и транспорту элементов минерального питания. Опыты с применением меченых атомов ( $^{40}\text{K}$ ,  $^{32}\text{P}$ ) показали, что транспорт минеральных веществ идет и по флоэме при их реутилизации.

В пасоке пшеницы, подсолнечника, кукурузы, конопли, огурца, картофеля и других растений обнаружено, что 15—30% органического азота содержится в виде аминокислот и около 20% фосфора — в органической форме. С возрастом и изменением физиологического состояния растения концентрация, количество и скорость движения веществ изменяются. Средняя скорость движения различных веществ в растениях, см/ч: аминокислоты — 90, сахаразы — 70—80, неорганической соли — 20—40.

Продукты фотосинтеза не сразу оказываются в проводящих клетках флоэмы; они предварительно проходят сложный, хотя и короткий путь паренхимного транспорта, который завершается энергозависимым процессом поступления ассимилятов во флоэму; им предшествует соответствующий лаг-период оттока, различный у разных видов. Так, у сахарной свеклы, фасоли и других растений продолжительность его 6—10 мин, у виноградной лозы лаг-период длится иногда 3—6 ч (это установлено с помощью  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов).

Общий осмотический уровень в ситовидных элементах поддерживается главным образом путем взаимной компенсации сахарозы и  $K^+$ , при этом дополнительной емкостью для калия служит апопласт лептома\* или ксилема.

Таким образом, транспорт органических веществ в растении — сложный физиологический процесс.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Каково значение биологической саморегуляции и гомеостаза в жизни растений?
2. Какому углеводу принадлежит центральное место в метаболизме всех растительных тканей?
3. Как связан биосинтез жиров с процессами фотосинтеза и дыхания?
4. Какие транспортные формы азота имеются в растениях?
5. Какова роль донорно-акцепторных отношений между органами растений в обмене и транспорте органических веществ?
6. Образование каких веществ обуславливает высокую восстановительную активность растений?
7. Как происходит флоэмный транспорт органических веществ?

---

\* Лептом — тонкостенная проводящая часть флоэмы, состоящая из ситовидных элементов, клеток-спутников и паренхимных клеток.

## РОСТ РАСТЕНИЙ

Для характеристики жизненного цикла растения пользуются двумя терминами: рост и развитие.

Под ростом понимают необратимое увеличение линейных размеров, поверхности, объема, массы растительного организма, новообразование структур цитоплазмы (хлоропластов, митохондрий и т. п.), происходящее в клетках. Рост представляет собой интегральный процесс и является результатом функциональной деятельности органов и растительного организма в целом.

Жизненный цикл растения состоит из двух периодов — вегетативного и репродуктивного. В течение первого периода интенсивно образуется вегетативная масса, усиленно растет корневая система, происходят кущение и ветвление, закладываются органы цветка. Репродуктивный период включает цветение и плодоношение. После цветения в значительной мере изменяется характер физиологических и биохимических процессов, уменьшается влажность вегетативных органов, резко снижается содержание азота в листьях, происходит отток пластических веществ к ихместилищам, прекращается рост стеблей в высоту.

Под развитием растений понимают качественные физиологические, биохимические и морфологические изменения при новообразовании элементов структуры организма, которые обуславливают прохождение растением определенных этапов жизненного цикла — онтогенеза: молодости, половой зрелости, размножения, старения и отмирания.

И. В. Мичурин различал у плодовых деревьев 5 этапов, или жизненных фаз: прорастание семян; фаза молодости сеянца и первое его плодоношение; возмужание, первые 3—5 лет плодоношения, стабилизация морфологических и физиологических признаков организма; регулярное плодоношение и последующие 3—5 лет; старение и отмирание.

Рост и развитие отражают наследственные особенности и всю совокупность процессов взаимодействия растительного организма с факторами внешней среды, они связаны между собой, обуславливают друг друга.

Различают генотип и фенотип.



**Генотип** — это комплекс всех генов организма, как ядерных, локализованных в хромосомах, так и неядерных, нехромосомных — цитоплазматических и пластидных. Содержит полную наследственную информацию. В генотип включаются новые гены, возникшие путем мутации, которых не было у родительских форм.

**Фенотип** — совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма, проявившихся в его онтогенезе. Это результат реализации генотипа в определенных условиях внешней среды.

Связь между генотипом организма и его фенотипом однозначна: каждой последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК соответствует одна вполне определенная последовательность нуклеотидов в молекуле РНК и одна определенная последовательность аминокислот в полипептидной белковой цепи.

### **ЗАВИСИМОСТЬ РОСТА ОТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ**

Таковыми факторами могут быть полиплоидия и гетерозис.

**Полиплоидия** — это кратное (многократное) увеличение числа хромосом в клетках. Полиплоидия широко распространена в мире растений. Пloidность — число, показывающее, сколько раз повторен в ядре клетки хромосомный набор, характерный для половых клеток данного вида.

Соматические клетки растений, как правило, содержат двойное (диплоидное) число хромосом ( $2n$ ): одна из каждой пары гомологичных хромосом принадлежит материнской особи, другая — отцовской, т. е. в этом случае два набора хромосом — по одной от каждой из гаплоидных (одинарных) половых клеток (гамет). Большинство организмов, размножающихся половым путем, — диплоиды.

При полиплоидии могут возникать клетки, в которых каждая хромосома представлена трижды ( $3n$ ) — триплоидные, четырежды ( $4n$ ) — тетраплоидные, пять раз ( $5n$ ) — пентаплоидные и т. д. Организмы с увеличенным набором хромосом называются полиплоидами.

У полиплоидных форм растений нередко наблюдаются гигантизм — увеличение размеров клеток, органов (листьев, цветков, плодов), всего растения, повышенное содержание ряда химических веществ, изменение сроков цветения и плодоношения.

Факторами, вызывающими полиплоидию, могут быть высокая и низкая температура, ионизирующее излучение, химические вещества, а также изменение физиологического состояния клетки.

Гетерозис, или «гибридная сила», — ускорение роста и увеличение размеров, повышение плодovitости гибридов первого поколения при различных скрещиваниях. Во втором и последующих поколениях гетерозис затухает.

По Ч. Дарвину, гетерозис обусловлен объединением в оплодотворенной яйцеклетке разнородных наследственных задатков. Взаимодействие генов двух родительских форм обусловило усиление обмена веществ. Существует несколько гипотез, объясняющих явление гетерозиса. Так, гипотеза гетерозиготности предполагает два состояния одного и того же гена, которые при их совмещении в гетерозиготе дополняют друг друга и вызывают изменение роста и развития организма, а гипотеза доминантности считает, что совмещение у гибридов доминантных генов двух родительских форм приводит к гетерозису. Несмотря на разные точки зрения на данный феномен, общепризнано, что гетерозис связан с повышенной гетерозиготностью гибрида и его генетическим и биохимическим обогащением, обуславливающими усиление обмена веществ и энергии.

Гетерозис широко используется в растениеводстве. Урожайность гетерозисных гибридов на 10—30% выше по сравнению с обычными сортами (например, гибридов кукурузы и сахарной свеклы). Разработаны экономически рентабельные способы получения гибридных семян кукурузы, томата, арбуза, тыквы, сахарной свеклы, люцерны, ржи и других сельскохозяйственных растений.

## ПРОРАСТАНИЕ СЕМЕНИ

В семени различают три основные части: 1) покровные ткани, функция которых заключается в защите внутренних частей от механических повреждений, в предотвращении неблагоприятных внешних влияний на зародыш, в регуляции газообмена и водообмена; 2) эмбриональные ткани (зачаточные стебелек, корешки, листочки); 3) вместилище запасных веществ.

У большинства двудольных растений вместилищем запасных веществ служат семядоли, а у однодольных — эндосперм, который образуется из вторичного ядра зародышевого мешка после слияния его со спермием пыльцевой трубки.

Прорастание семян начинается с поглощения воды, набухания, разрастания эмбриональной части и разрыва наружной семенной оболочки. При прорастании под влиянием ферментов происходит разложение сложных органических запасных веществ семени: белков — до аминокислот, полисахаридов — до моносахаридов, жиров — до жирных кислот, оксикислот, альдегидов, которые потребляются зародышем. Эндосперм опустошается, он обычно сморщивается и затем отсыхает, а семядоли, выполняющие функцию первых листьев, выносятся на поверхность.

ность, зеленеют и разрастаются. Позже, когда зародыш становится проростком, взрослым растением, функция семядолей как первых листьев отпадает.

Рост зародыша семени заключается в новообразовании, увеличении размеров зачаточных органов — корешков, листочков — в результате деления клеток и разрастания тканей меристемы.

## ФАЗЫ РОСТА И ИХ ОСОБЕННОСТИ

Каждая клетка высшего растения в процессе развития закономерно проходит отдельные фазы, которые отличаются определенным обменом веществ. Сначала наблюдается фаза эмбрионального роста, потом фаза растяжения, и наконец, наступает фаза внутренней дифференциации (рис. 69).

В эмбриональной фазе все клетки заполнены цитоплазмой, вакуолей нет; в следующей фазе — растяжения клеток — появляются вакуоли, начинается разрастание клеточной оболочки, клетки вытягиваются. В растущей верхушке стебля или корня самые молодые клетки находятся в эмбриональной фазе роста и образуют зону, называемую конусом нарастания. В стебле конус нарастания обычно защищен снаружи молодыми листочками, которые вместе с точкой роста представляют собой почку. В корне эмбриональные клетки защищены корневым чехликом. Клетки эмбриональной зоны постепенно переходят в клетки, находящиеся в фазе растяжения. Далее начинается зона, в которой клетки проходят внутреннюю дифференциацию. За этими зонами расположены элементы постоянных тканей, уже закончивших рост.

У некоторых растений можно хорошо видеть эмбриональную зону, и особенно зону растяжения. Так, у конопли в период, близкий к бутонизации, зона растяжения находится в верхней части стебля, прилегающей к точке роста.

Характерные особенности эмбриональной фазы роста клеток — увеличение цитоплазмы и ядра. После достижения определенного размера клетка делится на две дочерние клетки, которые, в свою очередь, растут и делятся. Деление клетки начинается с деления ядра, которое осуществляется путем митоза, или кариокинеза.

Эмбриональная фаза роста проходит в конусах нарастания, в образовательных тканях — меристемах стебля, корня и других органов и частей растения. Известно, что клетки меристемы долго сохраняют способность к образованию новых (дочерних) клеток. Причем одна из дочерних клеток остается меристематической, а вторая непосредственно или через некоторое время после нового деления дифференцируется в клетку определенной ткани. Различают первичную и вторичную мер-

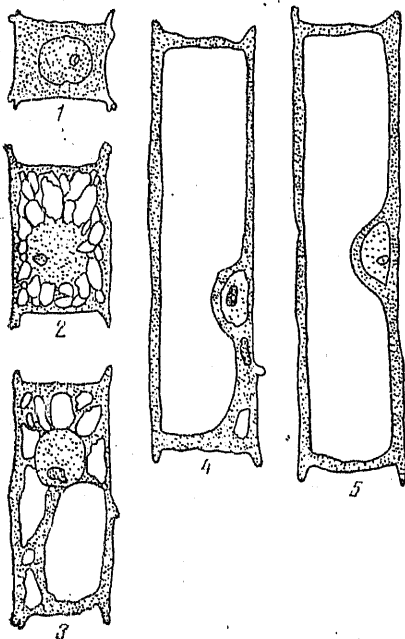


Рис. 69. Последовательные этапы роста клетки корня:

1 — эмбриональная фаза; 2—5 — фаза растяжения.

стемы. Первичная меристема образуется непосредственно из тканей зародыша и представляет собой конусы нарастания побега и корня, а также прокамбия. Вторичная меристема, например феллоген (пробковый камбий), развивается из клеток эпидермиса или клеток первичной коры.

Деление клеток (митозы) стимулируется лейкоантоцианами и кинетином. Для деления клеток необходимы также витамины: тиамин (витамин  $B_1$ ), пантотеновая кислота,  $n$ -аминобензойная кислота, пи-

ридоксин, фолиевая кислота, мезоинозит, аминокислоты (цистеин, триптофан), а также пурины (гипоксантин, ксантин, мочевая кислота). Все эти природные стимуляторы в эмбриональных тканях содержатся в значительных количествах. Кроме того, митозы стимулируются некоторыми синтетическими физиологически активными веществами, например 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота в незначительных концентрациях стимулирует, а в высоких угнетает деление клетки. К веществам, блокирующим митозы, относятся йодацетат, 2,4-динитрофенол, цианиды, адениловая кислота, гидразид малеиновой кислоты и др.

В фазе растяжения клетки меристемы перестают делиться, увеличиваются в объеме, появляются вакуоли, наполненные клеточным соком. Сначала вакуолей много, а потом они сливаются в одну. Рост клеток происходит в результате сильного растяжения и накопления значительного количества воды в вакуолях; оболочка при этом не утончается вследствие новообразования целлюлозы. Образующиеся молекулы целлюлозы внедряются в клеточные стенки. Однако заметного утолщения оболочки также не наблюдается. Количество цитоплазмы в клетке возрастает в несколько раз.

Увеличение размеров многоклеточного растения обусловлено исключительно ростом клеток в фазе растяжения; клетки могут увеличиваться в несколько сот раз по сравнению с клет-

ками в эмбриональной фазе. Рост клеток в фазе растяжения стимулируется ауксинами, в частности гетероауксином ( $C_{10}H_9O_2N$  —  $\beta$ -индолилуксусная кислота).

Превращение эмбриональной клетки в специализированную называют дифференциацией. Из меристематических клеток могут образовываться различные клетки постоянных тканей: палисадных, паренхимных, ситовидных трубок, склеренхимных волокон и др.

После прекращения фазы роста растяжением меристематическая клетка может развиваться в разных направлениях. Она превращается в специализированную клетку, тогда как другая вновь делится, оставаясь эмбриональной, а затем дифференцируется. Дифференциация клетки (эмбриональной и специализированной) характеризуется определенной генной моделью, одни гены которой могут быть в активном, другие в блокированном, третьи в регулируемом состоянии. Тот или иной путь развития клетки определяется особым набором белков-ферментов; синтез каждого белка, каждого фермента управляется при посредстве мРНК одним геном ДНК. Образование различных наборов ферментов в разных типах клеток — по-видимому, следствие дифференциальной активности генов. В результате генной регуляции отмечается появление или исчезновение белка-фермента (Э. Либберт). Генные регуляции вызываются и стимуляторами развития (фитогормонами, светом и др.). Так, укоренение черенков под воздействием фитогормона ИУК, который, по-видимому, участвует в активации генов, образование корней происходят из ткани перицикла, в клетках которого гены не блокируются. Механизмы регуляции на уровне генов и ферментативной регуляции обуславливаются метаболитами: активация и индукция — субстратом, торможение и репрессия — продуктами метаболизма (см. Индуцированные и аллостерические ферменты на с. 86).

Дифференциация клеток становится невозможной после морфологических изменений в результате крайней степени дифференциации и потери клеткой ядра. Явление, когда дифференцированная клетка вновь становится эмбриональной, т. е. происходит дедифференциация (ремеристематизация), можно наблюдать у раневого каллуса, образующегося из паренхимных тканей у травянистых и из камбия у древесных растений. Ткань каллуса — это аморфная масса недифференцированных клеток, потенциально способных к дифференциации.

Для изучения процессов роста и развития растений большое значение имеет метод культивирования изолированных клеток и тканей на искусственных средах.

## КУЛЬТУРА ИЗОЛИРОВАННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ

Для современной биологии характерно стремление к глубокому проникновению в сущность обмена веществ, дифференциации и специализации клеток, и тканей, саморегуляции, определяющих закономерности роста и развития растительного организма. Для изучения физиологии и биохимии, а также генетики соматических клеток метод культуры изолированных растительных клеток и тканей открывает большие возможности.

Сущность метода культуры растительных клеток и тканей заключается в культивировании на искусственных питательных средах в строго контролируемых условиях частей растительного организма — от изолированных протопластов до зародышей.

Органы, ткани, суспензии растительных клеток, протопластов культивируют на питательных средах (твердых агаровых или жидких), включающих макро- и микроэлементы минерального питания, сахара (чаще сахароза или глюкоза), витамины, аминокислоты или гидролизат казеина, фитогормоны (цитокнины, ауксины, гиббереллины и биологически активные вещества). Все живые, изолированные клетки и ткани разных органов растений (стебля, корня, листа, стеблевой меристемы, частей цветка покрытосемянных, гаметофитов голосемянных и споровых растений) при определенных условиях культивирования образуют каллусную ткань, состоящую из дедифференцированных клеток. Изменяя условия культивирования каллусной ткани, можно вызвать дифференциацию клеток, образование регенерационных меристем и восстановление целого растения (рис. 70).

Морфогенез и получение растений из отдельных протопластов, клеток через культуру каллуса — важнейшее звено в исследованиях с культурой растительных клеток и тканей (клеточная селекция, соматическая гибридизация, геновая инженерия).

Хотя причины и механизмы дифференциации морфогенеза и регенерации растений в культуре клеток и тканей еще далеко не изучены, установлена ведущая роль в индукции морфогенеза фитогормонов в сочетании с физическими факторами, такими, как температура, свет, аэрация. Таким образом, создан ряд эмпирических приемов управления морфогенезом в культуре клеток и тканей и возможность их широкого практического применения. При этом соотношение и концентрация цитокининов и ауксинов, а также их искусственных аналогов в таких культурах играют определяющую роль для дальнейшего роста каллусной ткани или морфогенеза и регенерации растения.

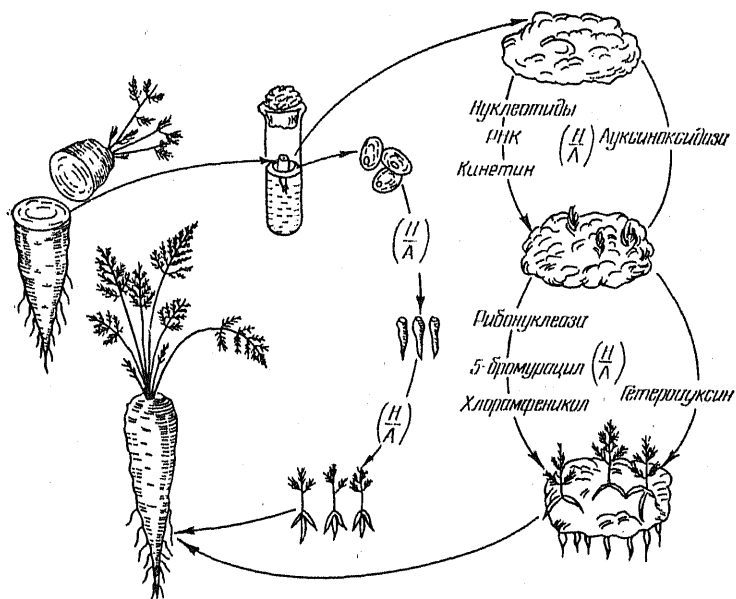


Рис. 70. Схема управления регенеративным процессом в изолированных тканях и клетках растений смещением равновесия между нуклеиновым (Н) и ауксиновым (А) типами обмена (по Р. Г. Бутенко).

Идея выращивания изолированных клеток, тканей и органов вне целого растительного организма была высказана Г. Габерландтом в 1902 г. Однако детальная разработка этого метода была осуществлена Ф. Уайтом (США) и Р. Готре (Франция) в 1932—1934 гг. Координационным центром по культуре растительных клеток и тканей в нашей стране является Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева АН СССР, в котором с 1957 г. начаты систематические исследования в этом направлении.

Исследования по культуре клеток и тканей растений в последние 15—20 лет характеризуются широким спектром направлений, охватывающим культивирование изолированных зародышей и органов, каллусных тканей на агаризованной среде, клеток, небольших клеточных агрегатов, изолированных протопластов в жидкой среде, а также сохранение клеточных линий в условиях глубокого охлаждения. Каждое из этих направлений решает определенные теоретические проблемы, которые находят практическое применение (рис. 71).

Поставлено на промышленную основу получение лекарственных веществ из биомассы культуры ткани женьшеня, идентичных веществам этого растения, произрастающего в природе.



Рис. 71. Схема использования культуры клеток и тканей (по Р. Г. Бутенко).

Методы регенерации растений из меристем уже разработаны для 60 видов и широко используются в практике для массового размножения и оздоровления посадочного материала ряда декоративных растений, а также для оздоровления картофеля от вирусных болезней. Успешно разрабатываются специальные методы создания банка клеток для сохранения генофонда растений путем консервирования в условиях глубокого холода ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) их меристематических тканей, находящихся в точках и зонах роста, и эмбрионов. Для этого применяют программное замораживание, т. е. постепенное замораживание с точно регулируемой скоростью снижения температуры (порядка  $1^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ ) с использованием специальных веществ — криопротекторов (глицерин, сахара, этиленгликоль и их производные, поливинилпирролидон и диметилсульфоксид), ослабляющих повреждение клеток. Криопротекторы добавляют к среде, в которой находятся клетки перед замораживанием. Банк клеток растений (генофонд) — один из способов сохранения разнообразия растительного мира.

В селекции многих культур открываются перспективы получения ценного исходного материала, включающего генофонд диких сородичей и отдаленных форм. Так, преодоление несовместимости на разных уровнях при скрещивании отдаленных форм обеспечивают оплодотворение в пробирке, культура семян и зародышей, гибридизация соматических клеток. Большой интерес представляют клеточная селекция для со-



здания растений, резистентных к болезням, солям, тяжелым металлам, экстремальным температурам; использование мутагенов на уровне гаплоидных клеток и протопластов, увеличивающее частоту мутаций; возможность получения мутантных клеточных линий растений, продуцентов отдельных веществ. Многообещающим для селекции и генетики стало создание гаплоидных растений из пыльцы и на их основе гомозиготных линий. Гибридизация соматических клеток на основе слияния изолированных протопластов открывает возможности выведения новых форм, которые нельзя получить при гибридизации: гибридов, обладающих гибридной цитоплазмой с геномом одной из родительских форм, так называемых цибридов, межвидовых и межродовых гибридов. Уже получены межвидовые гибриды от слияния изолированных протопластов разных видов моркови, табака, картофеля, петунии, дурмана. В последние годы созданы межродовые гибриды в семействе Пасленовые между картофелем (*S. tuberosum*) и томатом (*L. esculentum*) и в семействе Капустные между *Arabidopsis thaliana* и *Brassica campestris* (капуста полевая).

Соматическая гибридизация и трансгеноз, т. е. введение в клетку (протопласт) чужеродных информационных макромолекул, в том числе и бактериальных генов, перспективны для создания новых форм растений.

Наиболее широкое практическое применение нашел способ клонового размножения растений, предварительно оздоровленных культурой меристемы стебля. Экономически эффективным он оказался при выращивании многих цветочных (тюльпан, гвоздика, георгин и т. д.), плодово-ягодных (земляника, малина, вишня, яблоня), технических (хмель, свекла) и других культур. Особое значение этот способ имеет для возделывания важной продовольственной, кормовой и технической культуры — картофеля, сорта которого часто поражаются вирусными болезнями. Доступным и высокоэффективным он стал благодаря научным исследованиям, проведенным в отраслевых институтах картофельного хозяйства нашей страны. Так, на основе общих принципов метода в Украинском НИИ картофельного хозяйства в 1972—1977 гг. была разработана «частная» технология получения и размножения оздоровленного материала картофеля. Она позволила уже в 1979 г. полностью обеспечить потребность первичного семеноводства республики в исходном материале основных районированных и перспективных сортов. В основу оздоровления здесь положено совместное применение культуры меристемы, термотерапии и химиотерапии.

Использование термотерапии, т. е. прогревания прорастающих клубней при 37—38°C, позволило увеличить выделяемую безвирусную меристемную зону с 60—100 до 150—250 мкм, что

повысило регенерацию растений из меристем до 60—100%, т. е. в 10 раз и более.

На основе исследований усовершенствована термотерапия: применены термобоксы, увлажняемые субстраты, подкормки макро- и микроэлементами, двухфазное прогревание. В результате выход ростков возрос в 3—14 раз, период прогревания увеличился до 12 нед.

Определяющим фактором успеха культуры меристемы и размножения *in vitro* картофеля стала питательная среда. Создана среда для быстрой регенерации растений картофеля из черенков и для культивирования меристем (исключение ауксинов, варьирование концентрации сахарозы и смена сред каждые 10 дней), что дало возможность сократить срок регенерации растений из меристем с 6—8 до 1—1,5 мес. При выращивании растений применяют освещение низкой интенсивности — 4—6 тыс. лк (Д. П. Остапенко).

В связи с разработанной технологией оздоровления и выращивания *in vitro* растений картофеля способ черенкования в пробирочной культуре стал основным при ускоренном размножении сортов. Это позволило размножать материал в любое время года, исключить потери от инфицирования, в течение 6—7 мес оздоровить сорт и получить 40—50 тыс. клубней, что недоступно при использовании других способов ускоренного размножения. В течение года из исходного растения можно получить  $4,5 \cdot 10^{12}$  растений картофеля *in vitro*, пригодных для пересадки в почву и выращивания клубней. Этот способ может оказаться незаменимым при размножении высокоценного сорта.

Высокая экономическая эффективность оздоровления с помощью метода тканевой культуры обуславливается более полной реализацией потенциальной продуктивности картофеля: урожайность возрастает в 1,2—2 раза при улучшении качества клубней.

## **ТИПЫ РОСТА ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ.**

### **ПЕРИОДИЧНОСТЬ РОСТА**

Рост высшего многоклеточного растения складывается из процессов деления клеток, их роста, образования новых органов и тканей. У очень молодых растений способны расти все клетки. Позже ростовые процессы локализуются в определенных частях растения, чаще всего в верхушках стеблей и корней — а п и к а л ь н ы й тип роста, а в органах, которые растут в толщину, еще и в цилиндрической зоне (камбий с прилегающими к нему молодыми клетками луба и древесины).

У многолетних растений стебли и корни способны к неограниченному росту. Рост листа всегда ограничен: сначала растут

Рис. 72. Схематическое изображение растущего междоузлия кукурузы и сорго (по Я. А. Дудинскому):

1 — узел; 2 — листовое влагалище; *a* — нижняя зона дифференциации клеток; *b* — нижняя зона растяжения клеток; *в* — интеркалярная меристема; *г* — верхняя зона растяжения клеток; *д* — верхняя зона дифференциации клеток.

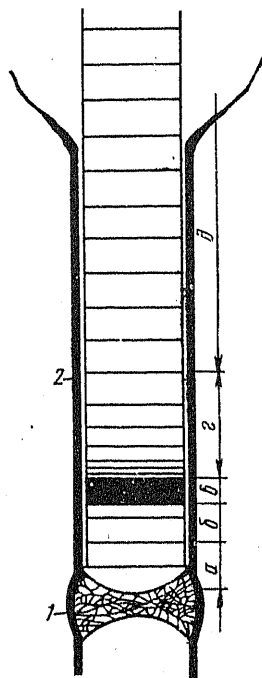
все клетки, а затем лишь основание — базальный тип роста. Рост разных частей цветка, видоизмененных листьев также ограничен.

Кроме верхушечного типа роста, у некоторых растений, например у злаковых, отмечается вставочный, или интеркалярный, тип роста их соломины. Зоны роста при этом типе расположены над каждым узлом — местом прикрепления листьев (рис. 72).

Интеркалярная меристема находится не непосредственно над морфологически нижним узлом и отделена от него участком (5—7 мм) немеристематических тканей, который состоит из двух зон растяжения и остаточной дифференциации. Книзу от зоны интеркалярной меристемы растяжение клеток сопровождается значительным повышением активности оксидоредуктаз и накоплением крахмала, а кверху от нее — незначительным повышением активности этих ферментов и отсутствием изменений в содержании крахмала.

Общий характер роста отдельных клеток, тканей и органов, организмов и популяций может быть выражен в виде сигмоидной, или S-образной, кривой роста или большой кривой роста (рис. 73).

Сигмоидная кривая роста состоит из четырех основных элементов: 1) начального индукционного, или лаг-периода, во время которого протекают скрытые процессы, подготавливающие видимый рост; 2) логарифмической фазы (интенсивный рост), во время которой рост выражается прямой линией по отношению ко времени; 3) фазы замедленного роста; 4) фазы стационарного состояния — периода, во время которого не наблюдается видимых процессов роста. Это явление получило название «большого периода роста». Оно свойственно не только отдельным клеткам, но и целым растительным организмам. Действительно, до периода бутонизации и цветения однолетнего растения происходит увеличение его размеров, объема и массы, а во второй половине вегетации рост затухает.



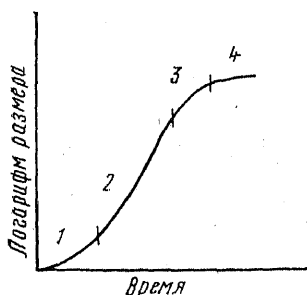


Рис. 73. Большая кривая роста:

1 — начальный индукционный, или лаг-период; 2 — логарифмическая фаза (интенсивный рост); 3 — фаза замедленного роста; 4 — фаза стационарного состояния.

Определяют интенсивность роста растения или отдельных его органов, измеряя длину, объем, поверхность, сырую и сухую массу.

Абсолютную скорость роста ( $K$ ) или прирост за определенный промежуток времени (минуту, час, сутки) вычисляют по формуле

$$K = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1},$$

где  $w_1$  и  $w_2$  — соответственно исходный и конечный параметры отдельных органов растения за период  $t_2 - t_1$ .

Относительный или процентуальный рост ( $R$ ), т. е. прирост, вычисленный в процентах исходного роста или массы растения (органа), определяют по формуле

$$R = \frac{w_2 - w_0}{w_0} \cdot 100,$$

где  $w_0$  — исходный параметр.

Для изучения роста и наблюдения за ним существует ряд методов. Рост можно определять измерением прироста отдельных зон стебля линейкой в определенные промежутки времени. Для более точных наблюдений за ростом используют горизонтальный микроскоп, который устанавливают на определенную точку растущей зоны стебля или корня и ведут наблюдения за ее изменением. Пользуются также методом меток, но он менее точен. На растущую часть корня или побега тушью наносят метки и следят за изменением их положений. Во время фазы растяжения метки расходятся. Таким методом можно установить зону растяжения у корней проростков кукурузы, фасоли и других растений (рис. 74); применяют также специальные приборы — ауксанографы.

Наиболее точен фотографический метод — масштабное фотографирование в определенные промежутки времени изменений, происходящих при росте частей или органов растений, а также метод киносъемки.

Наиболее быстрым ростом отличаются плодовые тела некоторых грибов — прирост их достигает 5 мм в 1 мин; тычинки

злаков дают прирост до 2 мм, стебли бамбука — 1, стебли тыквы — 0,1 мм; у большинства растений интенсивность роста не превышает 0,005 мм в 1 мин.

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ, СВЕТА, ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ И ВОЗДУХА НА РОСТ РАСТЕНИЙ

Из внешних факторов особенно воздействует на рост растений температура. Каждый вид может расти только при определенных температурных условиях. Нижняя граница (минимальная температура) для большинства растений наших широт немного выше 0°C, для некоторых тропических — около 10°, верхняя граница достигает 30—35°, для некоторых низших растений, живущих в горячих водных источниках, 70°C. Одно и то же растение с возрастом реагирует на температуру неодинаково. Существуют кардинальные точки температур: минимум, оптимум и максимум (табл. 25).

**25. Кардинальные точки температуры при прорастании семян**

Кульгура	Температура, °C		
	минимальная	оптимальная	максимальная
Пшеница, рожь, овес	0—5	23—31	31—37
Подсолнечник	5—10	31—37	37—44
Кукуруза	5—10	37—44	44—50

Температура, оптимальная для ростовых процессов, может быть неблагоприятной для развития организма. Соответственно этому различают такие понятия, как «физиологический оптимум» и «гармонический оптимум», понимая под первым условия, способствующие наиболее сильному росту, а под вторым — условия, обеспечивающие гармоническое и пропорциональное развитие структуры и свойств растений. Следовательно, гармонический оптимум — это такие температуры, которые благоприятны и для роста, и для развития растений.

Свет оказывает существенное влияние на рост растений, однако большинство из них хотя и недолго, но может расти в темноте.

Существует довольно распространенное мнение, что свет задерживает и угнетает рост вообще. В действительности он ограничивает лишь фазу растяжения клеток и ускоряет переход их к дифференциации. Известно, что свет является необходимым фактором для биосинтеза растением биополимеров и других органических веществ, составляющих материальную основу, без которых невозможно новообразование структур клетки и увеличение массы растительного организма.

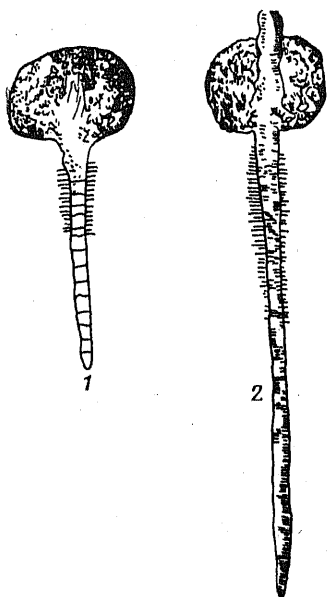


Рис. 74. Проростки кукурузы:

1 — проросток, на корень которого нанесены метки;  
2 — тот же проросток через сутки.

У зеленых, главным образом покрытосемянных, растений уже при небольшом ослаблении освещения междоузлия вытягиваются, становятся слабыми, более нежными и приобретают светло-зеленую окраску. Этилированные растения в основном состоят из сочных тонкостенных клеток, поэтому этилирование применяют при культуре некоторых овощей: спаржи, салата ромена, капусты и др. У растений, выросших без света, окраска белая или светло-желтая, стебли очень вытянуты, листья недоразвиты, покровные, механические и проводящие ткани развиты слабо. В темноте у покрытосемянных растений хлорофилл не образуется. Облигатно-микоризные растения, такие, как *Monotropa hypopithys*, *Corallorhiza maculata*, могут проходить весь цикл развития в темноте и образовывать семена. На свету этилированные растения быстро зеленеют.

Если выращивать проростки из семян в темноте, то накопления сухого вещества не происходит, транспирации также почти нет; в этом случае преобладает главным образом гидролиз, нарушается обмен веществ, свойственный данному виду растений.

Следует отметить, что формообразовательные процессы проходят под действием определенных лучей — синих и фиолетовых.

На красном свете растения приобретают вид этилированных, хотя они могут цвести и плодоносить. Особенно большое действие оказывает ультрафиолетовый свет. Растения, выросшие при ярком освещении, приобретают ксероморфную структуру.

Повышение влажности почвы и воздуха благоприятно влияет на рост растений. Для нормального роста необходима высокая степень насыщенности цитоплазмы водой, поскольку лишь при этом условии в ней могут образовываться конституционные и пластические вещества. При достаточном водоснабжении процессы синтеза преобладают над процессами гидролиза, т. е. создается определенный тип обмена веществ.

Примером этого может быть степень насыщения семян водой.

В воздушно-сухом состоянии семена содержат 10—12% влаги. В таком состоянии они могут сохраняться много лет, не проявляя признаков жизни. Но если их увлажнить, семена сразу начнут прорастать (при наличии воздуха и соответствующей температуры). Опыты показали, что для прохождения различных жизненных процессов необходим и различный уровень насыщенности клеток водой. Значительное содержание воды в клетках необходимо в первый период вегетации растений.

### ЯВЛЕНИЕ ПОКОЯ

Общим свойством роста является его ритмичность. Существуют ритмы роста, зависящие от изменений факторов среды, и эндогенные, контролируемые внутренними факторами и закрепленные генетически в процессе эволюции.

Все растения, как низшие, так и высшие, имеют определенную периодичность роста: период усиленной жизнедеятельности сменяется периодом ослабления и даже почти полным прекращением ее — растение впадает в состояние покоя. Ежегодно осенью наблюдается явление листопада. В это время происходит «созревание» древесины, что характеризует начало покоя в ней. В тропиках такое явление служит показателем наступления засушливого периода.

У большинства листопадных растений в нижней части листового черешка возникает отделительный слой из меристематических клеток. Установлено, что образование этого слоя происходит вследствие изменения направления процессов превращения веществ в листе, а именно: ослабляется синтез и усиливается распад веществ. Преобладание процессов распада приводит к тому, что вещество, соединяющее клетки отделительного слоя, растворяется, утрачивается связь между клетками, и лист опадает.

У побегов ольхи, бука, клена, лещины, срезанных сразу после листопада и перенесенных в комнатные условия при достаточном водоснабжении, почки не распускаются. У ветвей, срезанных в декабре или январе, в таких же условиях наблюдается обильное распускание почек. Это объясняется влиянием на них низких температур.

Покой — нормальное физиологическое состояние растений, и его следует рассматривать как закрепленное наследственностью биологическое приспособление к перенесению неблагоприятных условий того или иного времени года.

Покой — это такое состояние растения, которое характеризуется отсутствием ростовых явлений, крайней степенью угне-

тенности дыхания и снижением интенсивности превращения веществ.

Различают вынужденный и глубокий покой. Посевной материал, находящийся в хранилищах в течение зимы, пребывает в вынужденном покое, так как здесь нет условий для его прорастания. Если же для семян в хранилищах создать благоприятные факторы (влажности и температуры), они быстро прорастут. Глубокий покой можно наблюдать у почек древесных растений вскоре после их закладки. Установлено, что сразу после листопада они не пробуждаются. В таком состоянии находятся и свежесобранные клубни картофеля.

Практические наблюдения и специальные исследования показали, что сразу после уборки хлебных злаков семена большинства из них неспособны прорасти. Это явление получило название периода покоя, или послеуборочного дозревания семян, которое следует рассматривать как биологическое приспособление, препятствующее прорастанию семян и гибели их от осенних заморозков.

Период покоя у растений нужно учитывать в сельскохозяйственной практике, поскольку использование на посев неспособных семян, находящихся в состоянии покоя, может привести к изреживанию травостоя и снижению урожая.

В условиях Сибири, где осень наступает рано и бывает очень холодной и дождливой, семена не успевают пройти период послеуборочного дозревания и в таком состоянии находятся всю зиму в хранилище. Весной семена прогревают теплым воздухом для прохождения ими периода покоя (послеуборочное дозревание).

Послеуборочное дозревание заключается в перестройке пластических веществ и в подготовке их к состоянию, когда зародыш может питаться ими при прорастании. Такая перестройка обмена веществ в семенах происходит после нагревания их до 15—20 °C. Установлено, что продолжительность послеуборочного дозревания у различных сортов озимой пшеницы неодинакова — от 2 нед до 2 мес и более. Послеуборочное дозревание у зерновых культур имеет большое значение для хлебопечения, поскольку свежесобранное зерно дает плохую муку и недоброкачественный хлеб.

Изучение физико-химических особенностей протопласта клеток показало, что в период покоя в них снижаются общий уровень гидрофильности коллоидов, обводненность цитоплазмы. Кроме того, цитоплазма клеток органов, находящихся в состоянии покоя, обогащается липидами, фосфатидами; в связи с этим наблюдается пониженная проницаемость тканей этих органов для электролитов, а также органических соединений.

Б. С. Мошкову удалось управлять периодом покоя у некоторых древесных растений. Он выращивал при коротком дне



(в Ленинграде) такие южные породы, как акация белая, орех грецкий, абрикос, которые обычно в этих условиях вымерзали и могли перезимовать лишь в теплицах. Под влиянием короткого дня они перезимовывали без укрытия. Он установил, что наступление листопада и осеннее дозревание побегов в значительной мере регулируются соотношением между продолжительностью дня и ночи.

Хотя внутренняя природа состояния покоя точно не установлена, существует много различных способов для его нарушения и прекращения. К таким способам относится эфиризация. Куст сирени, корневище ландыша и другие растения помещают в камеру, ставят в нее чашки с серным эфиром и выдерживают 1—2 сут. После этого их выращивают в обычных условиях. У обработанных таким способом растений период покоя прерывается. Для нарушения периода покоя применяют также теплые ванны. С этой целью надземную часть растения на 9—12 ч погружают в воду при 30—35°C, а затем его помещают в обычные условия. Таким методом обрабатывают сирень, чтобы она зацвела в декабре — феврале. Известен более простой способ нарушения периода покоя — кусты сирени пересаживают в вазоны, помещают их в теплицы и систематически опрыскивают теплой водой. Период покоя можно прервать летучими веществами — табачным дымом, парами синильной кислоты, камфоры, ацетона и др.

Значительное ускорение развития растений наблюдается после предварительного их промораживания или после выдерживания при низкой температуре. Очевидно, у растений умеренного климата при низких температурах в период покоя происходят определенные качественные изменения в клетках цитоплазмы, которые способствуют их более быстрому развитию. Иногда, чтобы получить два урожая в год, период покоя свежесобранных клубней картофеля, который длится около 2—3 мес, прерывают, замачивая их в течение 30 мин в 0,00025—0,0005%-ном растворе гиббереллина\* и 2%-ном — тиомочевины.

В практике лесоводства и плодоводства используют прием обработки семян, который называется стратификацией. Осенью после уборки плодов семена древесных и плодовых пород обычно не прорастают. Чтобы они проросли, нужно обеспечить такие условия, которые способствовали бы прохождению периода покоя. В естественной обстановке семена древесных и плодовых пород при опадании находятся в условиях достаточной влажности и пониженных температур. Для прохождения периода покоя в семенах создают среду, идентичную естественной. С этой целью семена древесных или плодовых рас-

---

\* Разрешен для опытно-производственного применения.

тений помещают в ящик с влажным песком и выдерживают их при пониженной температуре определенное время. Для ускорения биохимических превращений при прохождении периода покоя с семян снимают оболочки или повреждают их.

Таким образом, стратификация — это способ предпосевной обработки семян с длительным периодом покоя.

Обнаружено, что глубокий покой, т. е. временное торможение роста под действием внутренних факторов, у почек деревьев зимой в умеренной зоне, у клубней картофеля и георгинов, клубнелуковиц, луковиц и семян древесных растений находится в положительной корреляции с концентрацией в них природного ингибитора — абсцизовой кислоты.

Опыты показали, что можно вызвать прорастание покоящихся зародышей семян тисса (*Taxus baccata*) без стратификации, если поместить их в питательный раствор, который вызывает вымывание из семян АБК-подобного вещества, и вновь ввести в состояние покоя такие вымытые зародыши, если поместить их в АБК (Т. Гудвин, Э. Мерсер).

Иногда нужно не ускорить прорастание клубней, семян, а, наоборот, задержать. Весной клубни картофеля прорастают и теряют запасные питательные вещества. Чтобы предотвратить такое прорастание, клубни продовольственного картофеля при закладке на хранение опрыскивают 0,5%-ным раствором гидрохлорида. Реализация картофеля — спустя 5 мес после обработки.

Прорастание клубней картофеля можно задержать, облучая их в течение 60 дней  $\gamma$ -лучами с помощью радиоактивного кобальта, после чего они могут сохраняться в подвале, не прорастая, до полутора лет. При этом было отмечено, что сами клубни не становятся радиоактивными и не вредны для человека и животных; радиоактивные лучи кобальта задерживают прорастание картофеля, но не убивают их.

Установлено, что выход клубней картофеля из состояния покоя и их прорастание связаны с синтезом нуклеиновых кислот в глазках. Эти кислоты, как известно, сосредоточены в наибольших количествах в ядрах клеток и играют важную роль в жизнедеятельности организма. Цитохимические исследования облученных клубней показали, что при дозе 10 тыс. Р наблюдается заметное уменьшение содержания дезоксирибонуклеиновой кислоты в ядрах клеток. Сразу после облучения количество нуклеиновых кислот в клубнях было на 10%, а через 2 мес уже на 25% меньше, чем в необлученных клубнях.

Выход клубней из состояния покоя сопровождается подкислением клеточного сока точек роста, воздействие же  $\gamma$ -лучами вызывает сдвиг реакции клеточного сока глазков клубней до щелочной реакции. Итак, задержка прорастания клубней под влиянием облучения вызывается совокупным действием ряда факторов: изменением состояния коллоидов цитоплазмы, под-

щелачиванием клеточного сока в меристематических тканях, угнетением активности ферментов в структурных элементах цитоплазмы, уменьшением интенсивности газообмена тканей клубней.

Таким образом, существует ряд приемов, дающих возможность как прерывать период покоя клубней, семян и других органов растений, так и вызывать искусственное продолжение его.

## **ПЕРИОДИЧНОСТЬ И РИТМИЧНОСТЬ РОСТА РАСТЕНИЙ**

Многолетними исследованиями суточной и онтогенетической периодичности и ритмичности роста многих видов сельскохозяйственных культур (однолетние злаки, бобовые, лен, картофель, сахарная и кормовая свекла, брюква, морковь) выявлен ряд закономерностей, имеющих теоретическое и практическое значение.

По данным автора этих исследований В. С. Шевелухи, рост как процесс, который отражает общий итог всех функциональных и метаболических изменений в растениях и наиболее тесно коррелирует с ходом накопления ими биомассы, может и должен использоваться в качестве универсального индикатора при оценке физиологического состояния растений, а также при организации агрономического контроля за посевом. В результате исследований, проведенных в полевых условиях и в камере искусственного климата с использованием ауксанографического метода, он выявил типы периодических колебаний роста у ряда сельскохозяйственных растений.

Ниже приводятся основные этапы суточной периодичности и ритмичности линейного роста растений и их органов в условиях Нечерноземной зоны.

Синусоидальный тип роста растений — кривая суточного хода скорости линейного роста имеет вид синусоиды с фазой максимума в дневные и минимума в ранние утренние часы суток (озимая и яровая пшеница, озимая рожь, кукуруза, сорго, овсяница луговая, тимopheевка луговая, ежа сборная, козлец безостый).

Угловой тип суточных колебаний роста — динамика суточной скорости роста — характеризуется кривой с амплитудой колебаний под острым или тупым углом и наличием одного максимума и одного минимума (стебель, листья и соцветия люпина желтого).

Импульсный тип роста — кривая усиления скорости ростовых процессов и их торможения проходит импульсно, скачкообразно, под прямым или острым углом в течение десятков минут. Максимальная скорость роста наступает в 20—21 ч и

сохраняется всю ночь, в дневные часы рост заторможен (листья и корнеплоды сахарной и кормовой свеклы, клубни картофеля).

Импульсно-релаксационный тип роста — изменение скорости роста в течение суток происходит равномерно: в ночные часы усиливается, а в дневные затормаживается (корнеплоды сахарной и кормовой свеклы, брюква, клубни картофеля, морковь).

Двухволновой тип роста — в течение суток скорость роста на суточной кривой имеет две волны, дважды достигает максимальных и минимальных значений (стебли и листья картофеля).

Относительно выравненный суточный ход скорости роста растений и их органов наблюдается у всех видов растений при низких суточных градиентах напряженности основных факторов среды, особенно с выравненной в течение суток температурой воздуха (прохладная погода).

Выявленные В. С. Шевелухой типы суточной периодичности и ритмичности линейного роста сельскохозяйственных растений сохраняются в основном во все фазы онтогенеза. Продолжение этих исследований позволит в дальнейшем установить взаимосвязи роста целого растения, органов и тканей с фазами роста клеток, эндогенными и экзогенными факторами, морфогенезом, этапами органогенеза и использовать установленные индексы в растениеводстве.

## ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Растущие органы растений способны к медленному и своеобразному движению, при котором сами растения занимают определенное положение в пространстве. Отдельные органы высших растений благодаря постоянному росту на протяжении всей жизни расширяют занятую ими площадь. Кончик каждого корня, как показали наблюдения и измерения, ежедневно удлиняется на несколько миллиметров. Взрослое травянистое растение имеет тысячи тончайших растущих корешков, а дерево — миллионы.

У растений очень распространены так называемые ростовые движения, т. е. изгибы и перемещения растущих органов. Среди всех известных у растений движений значительное место занимают так называемые тропизмы (от греч. tropos — поворот). При тропических реакциях происходит изгиб растущих органов под влиянием какого-либо односторонне действующего раздражителя — света, силы земного притяжения и других, т. е. неравномерный рост их. При одностороннем освещении молодые проростки, стебли, ветви изгибаются обычно в направлении источника света. Такое явление называют *фототро-*

*пизмом*. Различают положительный и отрицательный фототропизм. При положительном происходит изгиб растущих органов в сторону действующего фактора, при отрицательном — в сторону, противоположную источнику света. Положительный фототропизм можно наблюдать у комнатных растений: при недостаточном освещении растения будут изгибаться в направлении источника света, например окна.

Листовые пластинки располагаются обычно перпендикулярно к падающим лучам — *диафототропизм*. Органы дорзовентрального (от лат. *dorsum* — спина, *ventrum* — живот) строения обладают диафототропизмом, осевые (радиального строения) — положительным или отрицательным фототропизмом. Подземным частям растений, как правило, несвойствен фототропизм, но у некоторых из них, например у горчицы и других растений семейства Капустные, корни имеют отрицательный фототропизм.

Способность органов к положительному или отрицательному фототропизму не является постоянной и в значительной мере зависит от интенсивности света, а именно: при очень сильном освещении положительные изгибы сменяются отрицательными. Можно «заставить» растение изгибаться то в одну, то в другую сторону и подобрать такую интенсивность света, при которой положительный эффект будет компенсироваться отрицательным и растение станет как бы нечувствительным к освещению.

Значение фототропизма велико и определяется прежде всего тем, что листья располагаются всегда перпендикулярно к падающим лучам солнца, образуя листовую мозаику (например, у плюща). Фототропическая чувствительность связана не с хлорофиллом, а скорее всего с желтыми пигментами — каротиноидами. Спорангиеносцы и плодовые тела грибов не содержат хлорофилла, но обладают фототропизмом. То же можно сказать об этиолированных проростках, которые более чувствительны к свету, чем зеленые. В связи с этим интересны опыты Ч. Дарвина с канареечной травой (*Phalaris canariensis*). Они показали, что местом, воспринимающим действие света, является верхушка coleoptily и что из верхней ее части в нижнюю передается влияние, которое и вызывает изгиб.

Если на проросток канареечной травы надеть колпачок и подвергнуть его одностороннему действию света, изгиба не произойдет. При декапитации — удалении верхушки coleoptily у проростков и воздействии на них односторонним освещением изгиба также не будет. При фототропизме изгиб осевых органов у растений обуславливается тем, что рост одной стороны стебля или корня замедляется, а другой — ускоряется.

По теории Холодного — Вента, одностороннее освещение вызывает электрическую поляризацию тканей верхушки: освещенная сторона становится отрицательно заряженной, а затененная — положительно.

щенная сторона получает отрицательный, а затененная — положительный заряд. Вследствие этого ростовой гормон смещается к затененной стороне верхушки, усиливая ее рост. Сейчас признано, что тропические изгибы обуславливают как ауксины (ростовые гормоны), так и ингибиторы, их соотношения и баланс. Кроме того, в фототропизме, вероятно, значительная роль принадлежит флавоноидам и каротиноидам.

В настоящее время доказано, что неравномерный рост органов связан с различным обменом веществ: чем интенсивнее обмен, тем интенсивнее рост. Особенно большое значение имеют нуклеиновый обмен и процессы фосфорилирования. Установлено, что не все лучи спектра вызывают фототропические изгибы. Наименьшее влияние оказывают красные лучи, большее — синие, максимальное — индигово-синие (длина волны 465 нм).

Наименьшее время освещения, необходимое для того, чтобы прошла фототропическая реакция, называется временем презентации. Установлено, что чем слабее свет, тем больше необходимо для этого времени.

Кроме фототропизма, существует *геотропизм* — способность органов занимать определенное положение под действием сил гравитации, что обуславливает вертикальное направление осевых органов у растений. Главный корень у них обычно обладает положительным геотропизмом — растет прямо вниз, а главный стебель — отрицательным геотропизмом — растет прямо вверх. Боковые корни и ветки (первого порядка) располагаются обычно под углом к главному корню и стеблю, листья размещаются горизонтально: их положение определяется главным образом направлением падающего света.

Если каким-либо внешним воздействием главный стебель растения выведен из свойственного ему вертикального положения, то в молодой растущей части стебля происходит изгиб, верхняя часть поднимается и снова принимает вертикальное положение. Кончик главного корня, выведенного из вертикального положения, изгибается вниз (рис. 75). Благодаря способности к геотропическим изгибам корни проростков всегда направляются вниз, а стебли — вверх независимо от того, как легло семя при посеве.

Геотропические изгибы, так же как и фототропические, тесно связаны с ростом. Иногда под действием ливней или сильных ветров наблюдается полегание хлебов, которые через некоторое время поднимаются; при этом, если полегание произошло в период колосения или цветения, поднимается только верхняя часть стебля, еще способная к росту. Как и при фототропизме, нижняя сторона стебля (обращенная к земле) будет расти более интенсивно, чем верхняя. В результате происходит искривление стебля, и в верхней части он снова прини-

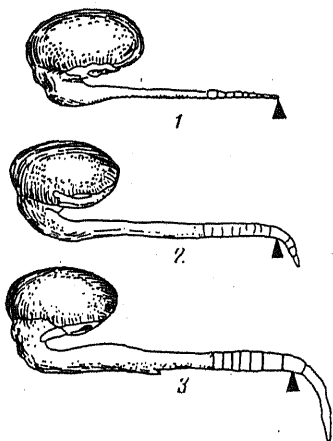


Рис. 75. Геотропические изгибы корня бобов во влажном воздухе:

1 — исходное горизонтальное положение; 2 — положение через 7 ч; 3 — положение через 24 ч.



Рис. 76. Поднятие соломины злака благодаря образованию геотропических изгибов в междоузлиях.

мает правильное вертикальное положение (рис. 76). Верхушка главного корня при горизонтальном его расположении направлена вертикально вниз. Следовательно, у корня более интенсивно растет верхняя сторона.

Аналогично силе земного тяготения действует центробежная сила. Проростки, выращенные на быстро вращающемся колесе (колесо Найта), направляют свои стебли к центру, а корни — от центра вращения. Действие силы гравитации на проростки на таком колесе будет аннулировано, поскольку при каждом обороте они проходят все положения — от нормального, вертикального, до горизонтального. В результате рост растения определяется только направлением центробежной силы.

Геотропическое раздражение воспринимается в значительной мере кончиком корня (длиной 1—2 мм от верхушки). Опыты Ч. Дарвина с отрезанием кончиков корней показали, что в этом случае они утрачивали способность воспринимать силы земного тяготения и росли горизонтально.

Изучение транспорта  $\beta$ -индолилуксусной кислоты (ИУК) во время геотропической реакции корней на земное тяготение, изгибание их в сторону вектора сил гравитации и усиление роста верхней части органа подтверждают участие ИУК в явлении геотропизма. При этом в регуляции роста верхней и

нижней частей корня решающую роль играет корневой чехлик. Он является местом локализации возможных акцепторов реакций, которые образовались под действием сил гравитации, а также ингибитора — абсцизовой кислоты, задерживающей транспорт ИУК. Возможно, что абсцизовая кислота и подобные ей ингибиторы могут быть причиной асимметричного распределения ИУК в условиях гео- и фототропических реакций у корней, побегов и других осевых органов при наличии транспортной ИУК, которая, включившись в процесс ростовой реакции, и обуславливает тропические движения (А. И. Меркис).

Сила тяжести, гравитотизм, воспринимается группой клеток корня, расположенных в центре чехлика. Эту область называют колонкой чехлика, или колумеллой. Клетки колумеллы содержат много амилопластов, наполненных крахмальными зернами. При вертикальном положении корня амилопласты скапливаются в нижнем конце каждой клетки. Если корень принимает горизонтальное положение, амилопласты в короткий срок располагаются вдоль той клеточной стенки, которая теперь стала нижней.

Установлено, что движение амилопластов вниз вызывает выход ионов кальция ( $\text{Ca}^{2+}$ ) из органелл, расположенных в нижней части самих клеток колумелл.

Ионы кальция связываются особым низкомолекулярным белком — кальмодулином, активируя его; последний, в свою очередь, активирует ферменты плазмалеммы, способствующие выкачиванию  $\text{Ca}^{2+}$  из цитоплазмы; кальций и ауксин перемещаются от клетки к клетке на нижнюю сторону корневых чехлика. Накопившийся внизу  $\text{Ca}^{2+}$  затем способствует передвижению ауксина из чехлика к зоне растяжения корня. Свободный кальций в корневом чехлике необходим для гравитропической реакции.

Корень кукурузы, на корневом чехлике которого действовали веществом, связывающим  $\text{Ca}^{2+}$ , не отвечал на переориентацию в поле силы тяжести. Если же воздействовать непосредственно кальцием, то способность к гравитропизму восстанавливается.

Полагают, что в корневом чехлике синтезируется АБК, которая транспортируется обычным путем по сосудистым тканям в базипетальном направлении. Если корень расположить в горизонтальном направлении, то АБК передвигается под действием силы тяжести в нижнюю часть, где и подавляет рост. Рост верхней части корня при этом не подавляется, в результате происходит искривление корня вниз (М. Эванс, Р. Мур, К.-Х. Хазенстан).

Кроме стеблей, которые растут под влиянием геотропизма вертикально и поэтому называются *ортотропными* (от греч. *orthos* — правильный), встречаются и горизонтально растущие



стебли. Это главным образом корневища и столоны, которые называются *плагиотропными*.

Изменения геотропных реакций могут происходить под влиянием внешних воздействий, например пониженных температур, при которых побеги располагаются возле поверхности земли (у альпийских полярных растений), а также под влиянием некоторых газов, например этилена.

Ростовые движения у растений, вызванные односторонним влиянием химических веществ, — *хемотропизм* — наблюдаются, например, при прорастании пыльцевых трубок в направлении к семенным зачаткам, при вращении гиф паразитических грибов в ткань растения-хозяина под действием сахаров, белковых веществ, аспарагина и различных электролитов, имеющих в тканях растения.

Работы Ф. М. Породко показали, что неэлектролиты не оказывают на корни растений хемотропического влияния; катионы электролитов действуют отрицательно, а анионы — положительно; влияние соли обуславливается различием между действием катионов и анионов. Однако у гиф грибов и присосок сапрофитных и паразитических растений неэлектролиты вызывают хемотропизм. Ф. М. Породко установил, что хемотропическое действие заключается в изменении степени гидратации биокolloидов цитоплазмы под влиянием ионов, поступающих в нее.

К тропизмам относится и *гидротропизм*, т. е. движение органов в направлении влаги, воды. Гидротропическая чувствительность растений подобно геотропической также сосредоточена в кончике корня.

У проростков злаков геотропическая чувствительность сосредоточена в верхушке coleoptily, у стеблей она в большей или меньшей мере распределена равномерно по зоне стебля, не закончившей рост. Части растения, полностью закончившие рост, неспособны к геотропическим изгибам, поэтому у растений, полегших под влиянием ветра или дождя, могут подниматься лишь молодые растущие верхушки стебля. У полегших ржи или пшеницы соломина может искривляться вверх в определенных местах, а именно возле основания междоузлия (см. рис. 76). Это происходит потому, что у злаков узлы очень долго сохраняют способность возобновлять рост благодаря интеркалярной меристеме, под влиянием геотропизма нижняя сторона нижних узлов сильно разрастается и поднимает расположенную выше часть соломины. Таким образом, у злаков верхушечная часть обладает наибольшей способностью к росту и будет более резко реагировать на действие внешних факторов, на геотропизм.

Движения одноклеточных организмов — бактерий, зооспор, вызванные односторонним действием факторов, называются

таксисами (от греч. taxis — расположение по порядку). Таксисы бывают как положительными, так и отрицательными, т. е. движение одноклеточных организмов может происходить и в направлении действующего фактора, и в противоположную от него сторону.

Вторым типом движений у растений являются *настии*. В отличие от тропизмов при *настиях* движение у растений не имеет определенной ориентации относительно раздражителя.

Непосредственным стимулом *настий* служит не одностороннее действие на растущие органы растений тех или иных факторов, а изменение их интенсивности. Например, при переходе от света к темноте, от тепла к холоду закрываются или раскрываются цветки или соцветия. У тюльпана цветки раскрываются при повышении температуры вследствие *эпинастии* (повышение тургора клеток морфологически верхней стороны листочков околоцветника) и закрываются при понижении температуры в результате *гипонастии* (повышение тургора клеток нижней стороны листочков околоцветника). При этом у одних растений цветки раскрываются при повышении температуры и силы света, у других, наоборот, при их снижении. У первых околоцветники раскрыты только днем, другие же открывают их вечером и закрывают утром, например группа *ноцетных* растений (табак душистый, маттиола, энотера и др.).

Наиболее распространены *никтинастические* движения, которые вызываются изменением продолжительности дня и ночи, температуры и освещения. Многие цветки открываются рано утром и закрываются на ночь. Это наблюдается и у листьев многих растений, например акации *ленкоранской* (*Albizia julibrissin*), клевера. К. Линней даже пытался создать «часы флоры», высаживая на клумбу растения, цветки которых открываются и закрываются в разные часы. Движения, связанные со сменой дня и ночи, называют «сном растений».

Наблюдаются также *сейсмонастические* движения растений (*сейсмонастии*) — ответ на толчки, встряхивания. Например, у *барбариса* тычиночные нити при прикосновении к особым подушечкам возле их основания быстро сгибаются или ударяют пыльник о пестик, способствуя лучшему опылению, у *василька* наблюдается сокращение тычиночных нитей, когда пчелы прикасаются к подушечкам. Листья *мимозы* (*Mimosa pudica*), если прикоснуться к их кончику, складываются (рис. 77). При раздражении проницаемость цитоплазмы нижней половины сочленения листа резко повышается и напряженная до этого клеточная оболочка, не встречая сопротивления со стороны цитоплазмы, сокращается и выдавливает часть клеточного сока в межклетники. В результате тургор падает, а верхняя половина, сохраняя напряжение, перегибает сочленение вниз и лист опускается. Передача раздражения идет через биотоки по со-

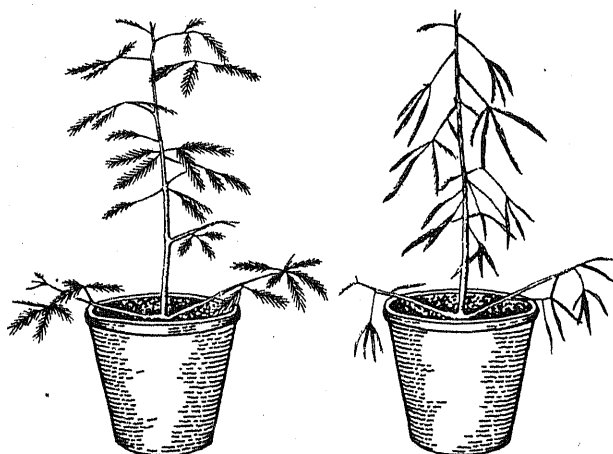


Рис. 77. Сейсмонастическое поникание листьев у мимозы: слева — растение до раздражения, справа — после раздражения.

судам и сопровождается выделением особого вещества — оксикислоты с молекулярной массой около 500, что и вызывает изменение тургесцентного состояния подушечек сочленения. Очевидно, под действием оксикислоты, биотоков и изменения активности ферментов структура цитоплазмы и степень ее обводненности изменяются, в результате чего жидкость выдавливается в стебель, тургор падает и листья складываются.

Сейсмонастические движения наблюдаются и у насекомоядных растений. Так, у венеиной мухоловки (*Dionaea muscipula*) на верхней стороне листьев имеются чувствительные щетинки, обладающие быстрыми тургорными движениями. Насекомое, попадая на лист, задевает щетинки, и лист быстро захлопывается — насекомое попадает в ловушку. У росянки (*Drosera rotundifolia*) лист покрыт железистыми волосками, в головках которых образуется липкая жидкость. При попадании насекомого на такой лист волоски вследствие тургорного движения загибаются внутрь и насекомое оказывается пойманным. Волоски выделяют экзоферменты (протеазы и др.), способствующие перевариванию насекомых, т. е. для этих растений они являются дополнительными источниками азота, фосфора, калия и других веществ.

Известны вьющиеся растения, как травянистые, так и древесные. Они обвиваются вокруг стеблей соседних растений благодаря вращательным движениям верхушки растущего побега, что обуславливается неравномерностью роста внутренней и внешней стороны стебля.

Ч. Дарвин выдвинул гипотезу, что движения растительного организма зависят от нутаций — колебательных движений

верхушек растущих частей, которые описывают при этом более или менее правильный круг. Такое явление характерно для стеблей вьющихся растений, например хмеля, повилики, тропических лиан, глицинии и др. Точки роста их стеблей совершают более или менее правильное круговое движение, которое можно зафиксировать с помощью киностемки. Особи, у которых круговая нутация и поляризация ткани под влиянием одностороннего освещения выражены сильнее, лучше выживают, поскольку их проростки могут быстрее пробиться к свету через покровы прошлогодней растительности или небольшие трещины в почве.

Согласно основному положению теории Ч. Дарвина о происхождении видов, естественный отбор должен был действовать в направлении закрепления и дальнейшего усиления этих полезных физиологических особенностей. Таким образом, на протяжении веков из индифферентного вначале автономного кругового движения постепенно могла выработаться новая его форма, которая уже являлась двигательной реакцией организма на определенные внешние влияния и имела явно приспособительный характер. У вьющихся растений круговая нутация стебля выражена особенно четко и имеет большое биологическое значение: стебель способен обвиваться вокруг опоры. Это происходит по винтовой линии, причем большинство вьющихся растений образует правовинтовую линию, например фасоль, настурция, вьюнок полевой, батат и другие, левовинтовая линия свойственна хмелю, жимолости.

Нутации относятся к ростовым движениям и обусловлены неравномерным ростом различных частей органов растений. Органы с радиальным строением вращаются по кругу, а с дорзовентральным — по эллипсу.

Нутации свойственны стеблям, цветonoсам, корням, листьям, coleоптилям, усикам, столонам и другим органам высших растений, а также спорангиеносцам низших растений.

### **ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ. КОРРЕЛЯЦИЯ И ПОЛЯРНОСТЬ**

Растительный организм представляет единое целое. Каждая его часть развивается в специфической связи с остальными.

Широко известен способ размножения растений черенками. Незначительный отрезок побега с почкой после отделения его от материнского организма образует новую точку роста и из нее целое растение. У некоторых растений даже кусочек листа, стебля или корня может дать начало новому организму.

В практике физиологических исследований процессы дыхания, фотосинтеза, транспирации и другие функции часто изучаются на отделенных от растения ветвях и даже на отдельных

листьях. Поэтому может сложиться ошибочное впечатление, что растительный организм представляет не единое целое, а колонию отдельных частей, мало связанных между собой.

Несмотря на явно выраженную способность отделенных от материнского организма частей растения продолжать самостоятельное существование, растительный организм представляет собой единое целое. Доказательством этого является саморегуляция, саморазвитие и самовоспроизведение на основе внутренних процессов и взаимодействия различных частей как органического целого, что свидетельствует о координированности частей растений и их взаимной связи. Взаимное влияние частей, органов, тканей на характер их роста и развития называется корреляцией (от лат. *correlatio* — соотношение).

В выяснении природы коррелятивных отношений, обеспечивающих взаимодействие отдельных частей растительного организма, особая роль принадлежит обмену и передвижению органических и минеральных веществ. Существует определенное соотношение отдельных частей организма и их функций. При удалении тех или иных органов или их частей коррелятивные соотношения нарушаются. В этом случае наблюдается усиление или торможение роста отдельных органов растения.

Различают корреляционные взаимоотношения двух типов: *трофические*, регулируемые метаболитами общего типа, и *гормональные*, которые регулируются фитогормонами. Следует отметить, что в целом растении эти типы корреляции трудно различить.

Примером взаимосвязи и взаимообусловленности ростовых процессов у растений может служить влияние растущей верхушки на почки, расположенные ниже. У подсолнечника, как известно, стебель не имеет веток, а если срезать верхушку, то покоящиеся (спящие) почки, имеющиеся в пазухе каждого листа, пробуждаются и начинают развиваться боковые побеги, образуя небольшие соцветия. Влияние верхушки на нижележащие части растения проявляется и у древесных пород. У сосны и ели верхушка ствола обычно заканчивается верхушечной почкой, возле основания которой располагается венчик из четырех-пяти боковых почек. При распускании этих почек весной из них развиваются побеги: главный вертикальный и под определенным углом — боковые. Если повредить верхушечную почку, то часть боковых побегов начинает расти строго вертикально, как главный побег; появляется многовершинность.

Если у сосны срезать верхушку с венчиком, то ее функции переходят к одной из боковых ветвей, верхушка которой начинает расти вертикально. Природа этого явления объясняется притоком и содержанием пластических веществ, фитогормонов и ингибиторов. Так, почки, находящиеся в покое вследствие коррелятивного торможения при сильно выраженном апикаль-

ном доминировании и ингибировании боковых пазушных почек (подсолнечник, сосна, ель, подстригаемые растения живой изгороди), по-видимому, недостаточно получают питательных веществ и фитогормонов, в результате чего происходит ингибирование ростовых процессов. При удалении тормозящего органа покой пазушных почек прекращается. Покой (торможение) может быть вызван также фактором, проявляющимся в самой покоящейся почке и вызывающим глубокий внутренний покой или глубокий зимний покой почек. Считают, что характерным специфическим фактором, индуцирующим образование покоящихся почек у древесных растений, является абсцизовая кислота. Увеличение ее количества тормозит рост и вызывает наступление покоя у растений.

Целостность растущего растения — это общебиологическое свойство, определяемое его полярностью, т. е. морфолого-физиологическими градиентами, которые проявляются в различиях, возникающих на противоположных концах или сторонах растения, органа или его частей. Физиологическая неравноценность противоположных полюсов клетки, органа и целого растения называется полярностью. Полярность у черенков, например, проявляется в образовании корней всегда на морфологически нижней стороне, а стеблевых побегов — из почек, расположенных на морфологически верхнем конце. Таким образом, у растений различия противоположных концов осевых органов резко выражены.

Полярность проявляется как в морфологическом и анатомическом строении, так и в различиях разнообразных физиологических свойств растения. Она присуща всем растительным формам, начиная с клетки. В онтогенезе полярность возникает уже у зиготы. В связи с этим первое деление зиготы приводит к образованию двух физиологически неравноценных клеток — одна из них (апикальная) дает начало стебельку с семядолями, а вторая (базальная) — корню. Полярность клеток обусловлена полярностью макромолекул и их агрегатов (белков, нуклеиновых кислот и других полимерных соединений цитоплазмы), которая возникает благодаря разным зарядам, ионному составу, рН среды, влиянию электростатического поля и др. Полярные связи между органами растений являются динамическими и могут изменяться в онтогенезе.

Опыты с обратимостью полярности черенков показали, что у некоторых растений она осуществляется довольно легко (у корневых черенков одуванчика). Обратимость полярности удавалось получать влиянием стимуляторов роста (у лимона, вишни и др.).

Полярность у растений проявляется в закономерном снижении или возрастании концентрации разных веществ по длине оси побега и корня — *физико-химические градиенты*, в интен-

сивности физиологических процессов (дыхание, фотосинтез, транспирация и др.) — *физиологические градиенты*. Кроме того, полярность обуславливается анатомическим строением (размер, форма, строение клеток и их органоидов) — *анатомические градиенты*. Все градиенты в растительном организме взаимосвязаны и взаимоподчинены.

## **ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО И МАГНИТНОГО ПОЛЕЙ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ**

При выращивании пшеницы, кукурузы, табака в металлических клетках (для изоляции растений от влияния атмосферного электричества) урожайность их снижалась на 50—60% (З. И. Журбицкий). И. В. Мичурин, придавая большое значение органической связи электричества с процессами развития живых организмов, подчеркивал необходимость применения его, в частности, для гибридизации.

В Центральной генетической лаборатории имени И. В. Мичурина получены многочисленные данные о влиянии электричества на рост и развитие растений, их продуктивность и биохимический состав. Доказано, что при пропускании через почву тока невысокого напряжения у растений наблюдается значительное усиление процессов синтеза и снижение процессов распада. Так, крахмалистость клубней картофеля повышалась на 1—2%, содержание сахара в корнях сахарной свеклы — на 0,3—0,7, а в плодах томата — на 0,3—1%, урожайность томата возрастала на 20—35%. Пропускание электрического тока через почву способствовало увеличению количества женских растений у конопли на 20—25%. При этом было обнаружено значительное усиление жизнедеятельности микроорганизмов.

Применение неионизирующего излучения (ультрафиолетовое), ионизирующего (рентгеновское, гамма-излучение) и электрических полей высокого напряжения дало возможность изменять биоэлектрические свойства пыльцы и активно вмешиваться в процесс оплодотворения (И. С. Горшков). Исследованиями особенностей обмена веществ у электризованных растений сахарной свеклы при пропускании тока через почву был обнаружен ряд существенных физиологических и биохимических изменений: повышалась интенсивность дыхания и фотосинтеза в листьях, возрастала активность ферментов (полифенолоксидазы, пероксидазы, каталазы, инвертазы); электризованные растения больше поглощали и накапливали азота, фосфора и калия (И. Н. Луткова).

Были проведены исследования (М. А. Хвелидзе, З. И. Журбицкий и др.) влияния электрического поля атмосферы на

различные процессы в растительном организме. При действии положительного заряда на верхушку растения и отрицательного на корень усиливалась транспирация, при противоположном расположении полюсов интенсивность ее уменьшалась. Обнаружены биоэлектрические потенциалы в растениях: положительный потенциал наблюдался в зоне корня с активным делением меристемы и большим содержанием ауксинов и редуцированных сахаров, а отрицательный — в зоне перикарпа, где много крахмала.

Наличие биоэлектрических потенциалов в корневой системе (кормовые бобы) способствовало их более интенсивному росту. Выделение пасоки подсолнечником было тем больше, чем выше отрицательный заряд на срезе по сравнению с зарядом почвы. В опытах З. И. Журбицкого было доказано, что естественный заряд атмосферы и искусственно созданное электрическое поле влияют на поступление анионов в растения. В надземную массу растений, как правило, усиливается поступление ионов, имеющих противоположный по сравнению с атмосферой заряд, — анионов, так как атмосфера обычно заряжена положительно. Этим объясняется преобладание анионов над катионами у злаков по сравнению с корнеплодами, потому что злаки в большей мере подвергаются влиянию атмосферного электричества.

Исключение электрического поля атмосферы на протяжении всей вегетации экранированием растений металлической заземленной сеткой отрицательно влияло на рост и развитие растений, уменьшало накопление в них элементов минерального питания. Особенно резко снижалось усвоение фосфора.

Деятельность растительной клетки неразрывно связана с генерированием ею электрических потенциалов. Поверхность клетки несет на себе достаточно значительный электрический заряд. Снаружи клетка всегда заряжена положительно по отношению к внутреннему содержимому, и разность потенциалов равна 0,5—1,0 В. Поскольку растениям как открытым системам свойственен обмен энергии с окружающей средой, то между потенциалом клеток и потенциалом внешней среды постоянно происходит энергообмен. Следовательно, электрический заряд атмосферы непрерывно влияет на жизнь растений.

В длительном процессе эволюции растительные организмы постоянно находились в поле действия земного магнетизма и, безусловно, не могли не выработать определенной реакции на изменение магнитных полей.

Советским ученым А. В. Крыловым впервые было установлено, что корешки прорастающих семян тянутся к южному полюсу искусственного постоянного магнита. Это явление и неизвестное ранее свойство живой материи А. В. Крылов назвал *магнитотропизмом*. Установлено, что на прорастание се-



мян влияет магнитное поле Земли. Семена пшеницы, кукурузы, хлопчатника, которые были помещены в стеклянную камеру, значительно быстрее проросли в том случае, если корешок зародыша был ориентирован к южному полюсу. Кроме того, рост корней и стебля при такой ориентации семян был наиболее интенсивным.

Семена, ориентированные корешками зародыша к северному магнитному полюсу Земли, проросли на сутки позже и росли менее интенсивно. Явление магнитотропизма было подтверждено рядом работ отечественных и зарубежных ученых. Так, в опытах польского исследователя Мословского семена ячменя и кукурузы наиболее энергично проросли в магнитном поле с частотой колебаний 5 Гц и напряжением 100 В. В полевых опытах канадского ученого У. Питтмана большинство корней озимой пшеницы росло с севера на юг независимо от того, как были ориентированы рядки — с севера на юг или с востока на запад. Такая же закономерность была установлена и у кукурузы. Так, у нее в состоянии молочной спелости в меридиальном направлении на глубине 35 см расположилось 59,7% корней, а в широтном — 40,3%. Приведенные данные свидетельствуют о том, что магнитное поле Земли существенно влияет на характер расположения корневой системы растений. Под влиянием магнитотропизма большая часть корней располагается в меридиальном направлении.

По современным представлениям, все вещества имеют магнитные свойства, которые изменяются в зависимости от напряженности внешнего магнитного поля, ориентации относительно направления поля и др. Изменение магнитных свойств вещества приводит к изменению энергетического уровня его химических связей. Это создает и другие физические условия для взаимодействия веществ между собой, что должно привести к изменению характера обмена веществ. Вследствие химического взаимодействия веществ возникают электрические потенциалы — биотоки, которые, в свою очередь, влияют на изменение магнитных свойств веществ. Создается единство электромагнитного состояния живой системы, полярность живой материи, тканей, органов, клеток, органоидов клеток, т. е. всего организма в целом (А. В. Крылов).

Таким образом, в основе явления полярности у растений лежат магнитные свойства веществ — магнитотропизм, который является новым разделом физиологии.

В последние годы рядом авторов получены данные о повышенной продуктивности сельскохозяйственных растений, выросших из семян, подвергавшихся воздействию постоянного магнитного поля напряженностью 50—70 Э. Под его влиянием при прорастании таких семян происходит изменение характеристик молекул органо-минеральных комплексов: интегральной

интенсивности электронного парамагнитного резонанса, активности ферментов ( $\alpha$ -амилазы, липазы, каталазы, полифенолоксидазы, пероксидазы), биопотенциалов и электропроводности мембран и др. По-видимому, в этом случае постоянное магнитное поле является своего рода пусковым механизмом биохимических и биофизических реакций, повышенной активности метаболизма в целом, что в результате приводит к увеличению продуктивности всего растительного организма.

### **РАЗДРАЖИМОСТЬ, ВОЗБУЖДЕНИЕ, БИОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ПОЛЯРИЗАЦИЯ**

Под раздражимостью понимают специфическое свойство растений и животных, а также их клеток, тканей и органов изменять свое внутреннее состояние и внешние реакции в ответ на влияние разнообразных факторов (И. И. Гунар). В отличие от животных у растений нет специализированной нервной ткани, функция возбуждения свойственна всем элементам организма. Первые данные о раздражимости у растений описаны Ч. Дарвиным, который считал, что свойство раздражения выработалось в процессе эволюции и имеет большое приспособительное значение. Кроме того, он показал, что у растений зона, воспринимающая раздражения (сенсорная зона), пространственно отдалена от зоны, которой свойственны двигательные реакции (моторная зона). Согласно теории раздражения, разработанной для животных, при возбуждении и повреждении тканей возникают биопотенциалы и биотоки, связанные с изменениями в распределении катионов и анионов в клетках.

С развитием электрофизиологии растений появляется все больше данных, свидетельствующих о биоэлектрической природе явления раздражения у растений. Так, по данным И. И. Гунара и О. М. Синюхина, растения изменяют свои биопотенциалы в ответ на электрическое раздражение с помощью индукционных ударов (через 10 с).

Исследования показали, что в ответ на разные раздражения (механические, химические, электрические, влияние температуры, света и других факторов) у растений возникает электрический ток, однако передается раздражение медленно. Исключение составляют мимоза, насекомоядные, *Luffa cylindrica* и другие растения, у которых очень высокая чувствительность. Передача раздражения у растений от клетки к клетке осуществляется плазмодесмами, через которые происходит движение минеральных и органических веществ, а также через сосудистую систему. Доказано, что степень чувствительности к раздражению у растений имеет определенные ритмы, изменяющиеся даже в течение суток. Растительная клетка обладает большими информационными возможностями: изменение струк-

туры и функций клеточных мембран под влиянием ионов, активность ферментов, периодичность ритмов физиологических процессов и корреляции ритмов с периодическими процессами, происходящими во внешней среде, и др. Всем этим показателям можно придать числовое (количественное) значение.

Раздражимость — одно из важнейших свойств живых систем, лежащих в основе различных движений и других явлений жизнедеятельности растений.

Интегральным показателем раздражимости у растений служат биоэлектрические потенциалы, характеризующие реакцию покой  $\rightleftharpoons$  возбуждение.

Из биохимии известно, что в растительном организме за счет распада АТФ высвобождается большое количество энергии, которая трансформируется в физиологическую работу. В передаче энергии участвуют свободные радикалы (А. Сент-Дьёрдьи). Свободный радикал — это молекула или ее часть, несущая на внешней орбите электрический заряд. Любая заряженная частица имеет магнитный момент, который может быть определен и зарегистрирован приборами. При объединении двух неспаренных электронов, если один из них вращается в противоположном направлении, происходит «замыкание» магнитных полей и магнитный момент исчезает.

На магнитном свойстве свободных радикалов основан метод электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). Если неспаренный электрон попадает во внешнее магнитное поле, то он дает характерную линию поглощения в спектре ЭПР. С помощью этого метода можно изучать биологические процессы передачи энергии с участием свободных радикалов. Так, сейсмонастические движения, например, листьев растений связывают с передачей энергии с помощью свободных радикалов. Движения листьев мимозы стыдливой обусловлены донором энергии АТФ. При взаимодействии АТФ с белком типа актомиозина образуются свободные радикалы, которые передают раздражение и вызывают изменения в протопласте, что приводит к потере тургора нижней половины сочленения листа.

Таким образом, акт трансформации энергии в физиологическую работу, раздражимость и регуляторная система растений связаны с биотоками.

Быстрое возникновение (генерирование) активных биоэлектрических импульсов в тканях растения под влиянием тех или иных раздражителей и передача их в виде коротких повторяющихся сигналов на значительные расстояния называется потенциалом действия (ПД). Генерирование таких импульсов происходит вследствие возбуждения раздражителем, активации, инактивации и обратимой ионной проницаемости в каналах клеточных мембран.

Наличие градиентов концентраций, возникающих в результате неравномерного распределения катионов между клеткой и средой и различной проницаемости мембран для отдельных ионов, создает разность электрических потенциалов через мембраны — мембранный потенциал. Передача электрических импульсов на большие расстояния происходит по проводящим тканям, главным образом, клеткам флоэмы.

Обычные паренхимные клетки также могут генерировать импульсы, сходные с потенциалом действия, например клетки коры корня и эпидермальные клетки стебля, но такие импульсы распространяются по симпласту через плазмодесмы на близкие расстояния. Количественное изучение ионных потоков, формирующих восходящую и нисходящую фазы потенциала действия в клетках проводящих тканей проростков тыквы, показало, что содержание во флоэмном экссудате ионов  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ , которые являются основными ПД-образующими ионами, было более высоким по сравнению с экссудатом контрольных, невозбужденных, растений. Установлено, что при генерировании потенциала действия в проростках тыквы  $\text{Cl}^-$  является деполяризующим ионом, а  $\text{K}^+$  — реполяризующим.

Возникновение импульса возбуждения в клетках проводящих тканей, вероятно, связано с существованием в плазматических мембранах селективных возбудимых каналов (В. А. Оприлов, В. Г. Ретивин).

Значение потенциалов действия состоит в том, что они несут из одной части растения в другую информацию, способствующую координации жизненных процессов целого растения. Так, раздражение тканей корня тыквы и фасоли вызывало через 10—20 с ответные реакции в изменении интенсивности дыхания и фотосинтеза листьев (А. Л. Курсанов).

При нисходящей фазе потенциала действия и утрате его у высших растений наступает потенциал покоя (ПП).

### **СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ, КООРДИНАЦИИ И ИНТЕГРАЦИИ ПРОЦЕССОВ И ФУНКЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА**

Для понимания жизнедеятельности и развития целостного растущего организма необходимо знать не только энергетические ресурсы, закономерности обмена энергии и превращения и обмена веществ, но и системы регуляции, регуляторные функции растений, связанные со свойствами различных структур, процессов, реакций.

Наши представления о жизнедеятельности растительного организма основаны на интеграции обмена веществ, превраще-

ние энергии и потока информации, находящихся в диалектической взаимосвязи. В физиологии растений интеграция — это процесс упорядочения, согласования и объединения структур и функций, система связей, функциональное объединение отдельных физиологических механизмов в сложную координированную, приспособительную деятельность целостного организма.

Результаты изучения процессов жизнедеятельности растительных организмов в естественных и экспериментальных условиях свидетельствуют о взаимодействии всех частей растений. Так, продукты фотосинтеза, поступающие из листьев в корни, используются ими для синтеза разнообразных соединений, которые затем частично поступают в надземную часть, — происходит круговорот веществ, являющийся важнейшим элементом целостности растительного организма.

Взаимодействие частей — обязательное условие генеративного развития растений. Восприятие фотопериодических воздействий осуществляется листьями, из которых фотопериодический стимул распространяется в другие органы, индуцируя дифференциацию зачатков цветков, а также образование клубней и корнеплодов. Цитокинины, поступающие из корней, и гиббереллины, синтезирующиеся в листьях, способствуют проявлению пола у растений.

Биологическая саморегуляция присуща всему живому и определяет само явление жизни. Саморегуляцию можно рассматривать как гомеостаз физиологической деятельности растений, поддерживаемый с помощью внутриклеточных регуляторных систем.

Саморегуляция осуществляется на молекулярном, клеточном и организменном уровнях.

Примером саморегуляции на молекулярном уровне могут служить те ферментативные реакции, в которых конечный продукт влияет на активность фермента; в такой биологической системе автоматически поддерживается определенная концентрация продукта реакции — субстратная саморегуляция; второй тип молекулярной саморегуляции — аллостерическая регуляция активности ферментов через посредство эффекторов, вызывающих конформационные изменения структуры ферментов и изменяющих их активность.

Генетическая регуляция заключается в том, что генетическая программа в онтогенезе растительного организма «выдается» цитоплазме клетки последовательно, по мере выполнения ею предыдущих программ, о чем генетический аппарат, в свою очередь, получает информацию с помощью фитогормонов и других метаболитов.

Системы регуляции у растений являются научной основой биологической кибернетики с ее понятиями информации.

Центральное положение понятия информации в кибернетике объясняется тем, что она изучает машины и живые организмы с точки зрения их способности воспринимать определенную информацию, сохранять ее в «памяти», передавать по «каналам связи» и перерабатывать в «сигналы», направляющие их деятельность в соответствующую сторону. Передачу признаков от клетки к клетке и от организма к организму также стали рассматривать как передачу информации (генетическая информация).

Информация о связи физических функций с условиями внешней среды используется для создания оптимальных условий культивирования растений. С этой целью разрабатываются методы и создаются приборы для получения информации о процессах жизнедеятельности растений и условиях их существования. Химическое и электронное взаимодействие между клетками, тканями и органами в процессе развития растительного организма может осуществляться при участии различных веществ-регуляторов: ферментов, витаминов, гормонов, ингибиторов, минеральных соединений. Среди них особое значение приобретают вещества, которые специально предназначены для выполнения регуляторных функций в организме.

Специфические вещества-регуляторы можно объединить в две большие группы: фитогормоны (ауксины, гиббереллины, цитокинины, фузикокцин, брассиностероиды) и ингибиторы (абсцизовая кислота и этилен).

## **УЧЕНИЕ О ФИТОГОРМОНАХ И ПРИРОДНЫХ ИНГИБИТОРАХ РАСТЕНИЙ**

Учение о фитогормонах возникло в 30-х гг. XX в. и связано с именами Н. Г. Холодного и Ф. В. Вента, предложивших гормональную теорию тропизмов и роста растений, известную в литературе как теория Холодного — Вента.

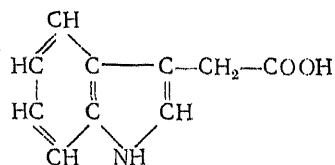
Фитогормоны — это соединения, которые участвуют в регуляции ростовых процессов в растениях и обладают следующими общими свойствами (В. И. Кефели):

синтезируются в одном из органов растения (молодые листья, почки, верхушки корней и побегов) и транспортируются в места, где они активируют процессы органогенеза и роста;

синтезируются и функционируют в растениях в микроколичествах;

вызывают в растениях формативный эффект, им свойственны регуляторные функции.

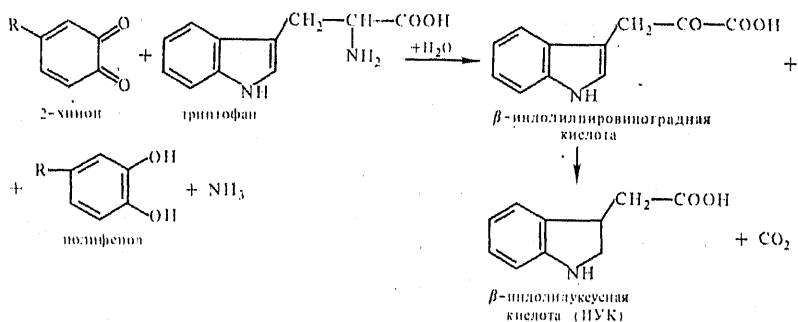
Ауксины — это фитогормоны преимущественно индольной природы — индолилуксусная кислота (ИУК) и ее производные, которые продуцируются растущими верхушками (апексами)



β-индолилуксусная кислота

стеблей и корней и перемещаются в зону растяжения клеток, усиливая рост стеблей, листьев и корней. Ауксины также вызывают партенокарпию у плодов, задерживают опадание листьев и завязи, стимулируют образование корней у черенков и обуславливают тропические изгибы разных органов растений. Чувствительность корней к ауксину выше, чем стеблей.

ИУК образуется путем окисления триптофана, по-видимому, следующим образом:



Наличие в высших и низших растениях β-индолилуксусной кислоты и участие ее в процессах роста — общепризнанный факт.

В зависимости от вида растения, типа тканей и физиологического состояния содержание ИУК колеблется от 1 до 1000 мкг на 1 кг сырой массы. Многие бактерии и плесневые грибы синтезируют ее в значительно больших количествах, чем ткани высших растений, — в 100—200 раз (В. В. Полевой).

ИУК (гетероауксин) в тканях растений находится в двух формах: свободной и связанной — иммобильной. Содержание связанной ИУК обычно на 1—2 порядка превышает количество свободной. В настоящее время обнаружены конъюгированные формы также и других природных регуляторов: гиббереллинов, цитокининов и абсцизовой кислоты.

Современное представление о механизме действия ИУК основывается на индуцировании увеличения степени растяжимости клеточных стенок, усиления дыхания, синтеза белка и нуклеиновых кислот. Имеются также данные о длительности латентного (скрытого) периода действия ИУК. Установлено, что

иммобильный компонент ИУК, который активирует, например, синтез белков, лимитирующий рост, не дает морфологического видимого роста и не изменяет электрической поляризации клеток, тканей и мицеллярного состава клеточных стенок. Эти процессы происходят только при наличии свободной транспортной формы ИУК.

Генерирование электрических токов возникает в результате того, что под действием ИУК усиливается выделение протонов из плазмалеммы (протонная помпа), обуславливая эффект удлинения колеоптиля и других органов растения. В этом случае наблюдается прямая зависимость между ростом осевых органов путем растяжения и генерированием разности электрического потенциала.

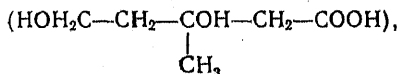
Допускается, что транспортная форма ИУК может взаимодействовать с каким-то акцептором, образуя нестабильный комплекс, который способен положительно влиять на образование специфического белка для поддержания функции мембраны клетки во время роста в результате растяжения (А. И. Меркис).

Важное значение имеют явление апикального доминирования ИУК в побегах и ее роль в механизмах, обеспечивающих координирующее влияние на целостность всего растения. От функциональной активности верхушки побега зависят многие физиологические и морфологические процессы, протекающие как в надземных органах, так и в корневой системе (В. В. Полевой).

К ауксинам относятся также некоторые природные фенольные соединения, стимулирующие рост растений: феруловая кислота, конифериловый спирт, ванилин, кофейная кислота. Эти вещества обладают более слабым стимулирующим действием по сравнению с индольными ауксинами.

Гиббереллины. В 1926 г. японский ученый Е. Куросава открыл соединения, которые вырабатываются грибом *Gibberella fujikuroi* (половая форма гриба *Fusarium moniliforme*), поражающим молодые растения риса. Японский ученый Т. Ябута в 1935 г. выделил из культуры этого гриба в химически чистом виде вещество, которое впоследствии было названо гиббереллином.

Гиббереллины — это дитерпеноиды; исходными соединениями для их синтеза являются ацетат (радикал ацетила  $\text{CH}_2\text{CO}-$ ) и мевалоновая кислота



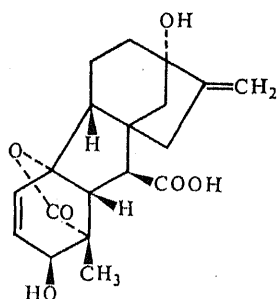
которая конденсируется с образованием геранилгераниолпирофосфата; последний превращается в каурен, а из него образуются гиббереллины (в листьях).



В настоящее время из гриба *Gibberella fujikuroi* и из высших растений выделен ряд гиббереллинов.

К классу гиббереллинов относится более 60 таких соединений, чрезвычайно близких по молекулярной структуре и обозначаемых  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$  и т. д. (А — начальная буква английского слова acid — кислота). Углеродный скелет у молекул всех гиббереллинов один и тот же.

Гиббереллин  $A_3$  (гибберелловая кислота) — одна из кислот природного комплекса гиббереллинов, но ее в этой смеси больше всего, и она легче выделяется в чистом виде. Гиббереллин  $A_3$  обнаружен во всех растениях.



Гиббереллин ( $C_{19}H_{26}O_6$ ) при введении в незначительных дозах в различные сельскохозяйственные растения вызывает у многих из них не только ускорение роста, но и значительное увеличение размеров и массы. Гиббереллины в ряде опытов с томатом оказались в сотни раз активнее, чем гетероауксин. Они вызывают развитие бессемянных плодов (партенокарпию), усиливают усвоение углерода растением. Наиболее перспективно применение гиббереллинов на виноградной лозе, конопле, табаке (рис. 78, 79).

Под действием гиббереллинов повышается интенсивность дыхания, происходит смещение углеводного обмена в растении, усиливается биосинтез целлюлозы и накопление клетчатки и гемицеллюлозы, изменяется активность ферментов, катализирующих реакции углеводно-фосфорного обмена. В результате увеличивается количество простых сахаров за счет гидролитического расщепления крахмала, а также более сложных соединений фосфора. Наиболее типичная, но отнюдь не единственная реакция клеток на гиббереллин — синтез и выделение амилазы и других гидролаз.

В 70-х годах в Институте цитологии и генетики и НИИ органической химии СО АН СССР разработан новый метод получения препарата, в который входит весь комплекс природных

гиббереллинов. Он оказался значительно более эффективным, чем гиббереллин А<sub>3</sub>, и производство его значительно дешевле. Препарат получил название гибберсиб.

Высокая эффективность действия гибберсиба обусловлена генетической неоднородностью растительных популяций.

Гибберсиб широко испытан в производственных условиях в разных зонах страны и дает значительную прибавку урожая, например, томата — 15—20%.

Метод применения: опрыскивание растений томата в начале цветения первой, второй и третьей кисти 0,005—0,0075%-ным раствором из расчета 30—40 г препарата на 1 га.

Гибберелловая кислота взаимодействует с ИУК, в результате чего активизируется их транспорт по растению. Движение гиббереллинов по растению происходит как акропетально, так и базипетально.

Предпосадочная обработка клубнелуковиц гладиолуса (18 ч) раствором гиббереллина (0,0005%) в смеси с гетероауксином (0,001%) или тиомочеви-



Рис 78. Влияние гиббереллина на рост и образование листьев у табака:

1 — в двух сосудах растения опрыскивали раствором гиббереллина (в первый срок — 10 мг/л, во второй — 20, в последующие сроки — 100 мг/л); 2 — в двух сосудах контрольные растения опрыскивали водой (по М. Х. Чайлахяну).

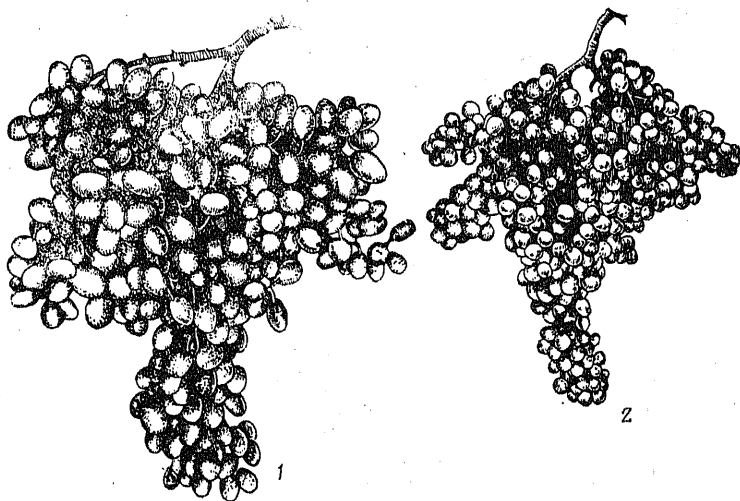


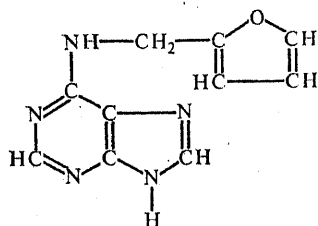
Рис. 79. Влияние гиббереллина на величину ягод винограда:

1 — кисть опрыскивали раствором гиббереллина дважды — в начале и в конце цветения (100 мг/л); 2 — контрольные соцветия опрыскивали водой в те же сроки (по М. Х. Чайлахяну).

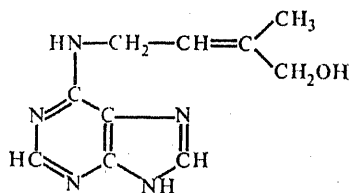
ной (0,5%) вызывает изменение направленности метаболизма в прорастающих клубнелуковицах и в целом растении. Как показали исследования, выполненные на кафедре физиологии и биохимии растений Украинской сельскохозяйственной академии (Н. И. Мартименко), в прорастающих клубнелуковицах гладиолуса после такой обработки усиливаются процессы гидролиза запасных веществ, повышается содержание растворимых углеводов, уменьшается количество белка и увеличивается содержание в них свободных аминокислот, возрастает количество нуклеиновых кислот. В листьях наблюдается более интенсивное накопление сахаров, нуклеиновых кислот, белка и макроэргического фосфора. Синергическое действие гиббереллина и гетероауксина, гиббереллина и тиомочевины сказывается на ускорении роста и развития, повышении продуктивности и улучшении декоративности соцветий гладиолуса. Производственные испытания показали, что количество цветущих растений из обработанных клубнелуковиц увеличивается на 16—64 %; прибыль составляет 2,5—13 тыс. руб. на 1 га.

Фитогормоны цитокинины, или кинины, активизируют деление клеток.

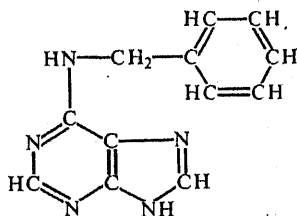
Формулы основных представителей цитокининов приведены ниже:



кинетин



зеатин-6-аминопурин



6-бензиламинопурин

Цитокинины являются производными пуринов. Особенность их действия, кроме стимулирования деления клеток, заключается также в способности вызывать рост стеблевых почек у недифференцированных каллусов, дифференциацию почек, позеленение пожелтевших листьев, активизировать прорастание семян. Цитокинины активно взаимодействуют с ауксинами (А. Л. Курсанов, В. И. Кефели).

Образуются цитокинины в корнях, откуда с пасокой передвигаются в листья, побеги, почки.

В клетках высших растений обнаружен белок, связывающий как циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), так и 6-бензиламинопурин, что указывает на возможность участия цАМФ и фитогормона цитокинина в регуляции общих или близких реакций обмена веществ растительных организмов.

Фузикокцин ( $C_{36}H_{56}O_{12}$ ) относится, как и гиббереллины, к diterпенам. Выделен итальянскими учеными в начале 60-х годов из фитопатогенного гриба *Fusicoccum amygdali*. Стимулирует удлинение клеток у ряда растительных тканей, вызывает открытие устьиц в темноте и на свету, индуцирует прорастание покоящихся семян пшеницы, корнеобразование и влияет на синтез РНК и белка. Специфическое действие фузикокцина выражается в способности повышать проницаемость клеточных мембран, активируя протонный насос на мембранах. Фузикокцин, нанесенный на листья сахарной свеклы, усиливает отток ассимилятов из листьев в корнеплод. Действие фузикокцина аналогично гиббереллинам.

Брассиностероиды ( $C_{28}H_{48}O_6$ ) продуцирует гриб *Cercospora arachidicola*. Это новая группа регуляторов роста

стероидной природы, стимулирующая рост растений, образование этилена.

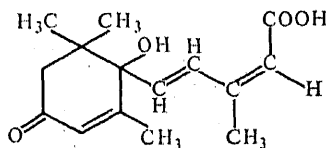
Впервые эти вещества были обнаружены в пыльце рапса (*Brassica parus*) и получили название брассины или брассиностероиды. Наибольшим содержанием фитогормонов отличается пыльца растений, но брассиностероиды обнаружены в вегетативных органах и цветках. Освоен их химический синтез. Примечательно, что из семи групп фитогормонов четыре — гиббереллины, абсцизовая кислота, фузикооксины и брассиностероиды — принадлежат к терпеноидам, к которым относятся каротиноиды. Исходным веществом для всех этих терпеноидов является мевалоновая кислота.

От этой группы фитогормонов ауксины, цитокинины и этилен резко отличаются молекулярным строением и функциями. Если терпеноидные фитогормоны действуют на уровне органов и организма, то ауксины и цитокинины — на уровне растительной клетки (Т. Гудвин, Э. Мерсер, Г. С. Муромцев, К. З. Гамбург).

Ингибиторы роста — это соединения, которые угнетают активность фитогормонов и рост растений, замедляя (угнетая) обмен веществ. Установлено, что при снижении уровня содержания ингибиторов рост возобновляется.

Многие из фенольных соединений обладают свойствами ингибиторов. К ним относятся кумарин, скополетин, кумаровая кислота, арбутин, нарингенин, фазеоловая кислота.

Кроме фенольных, в тканях покоящихся растений имеется природный ингибитор — абсцизовая кислота (АБК), которая ускоряет опадание черешков листьев, тормозит рост отрезков coleoptилей, задерживает прорастание семян:



Исследования показали, что синтез фитогормонов связан с синтезом природных ингибиторов через общие предшественники. Так, шикимовая кислота является общим источником для синтеза индольных ауксинов и фенольных ингибиторов, а мевалоновая кислота — для гиббереллинов и абсцизовой кислоты.

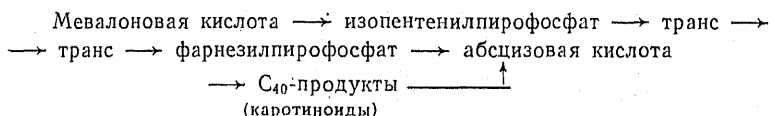
Многочисленными исследованиями было доказано, что АБК обладает сильным ингибирующим действием, вызывает опадание листьев, переход древесных растений в состояние покоя. Она относится к ряду сесквитерпенов (C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>O<sub>4</sub>), имеет в своем составе спиртовую и карбоксильную группы, конъюгированную кетогруппу и двойную связь. Нативная АБК является пра-

вовращающим энантиомером и обозначается как S—(+)-АБК. Синтетическая АБК представляет собой рацемическую смесь равных количеств право- и левовращающих форм — RS(±) АБК. Нативная АБК обладает оптической активностью.

У АБК имеются цис- и трансизомеры. Биологическая активность трансизомера значительно ниже активности цисизомера. Высокая биологическая активность АБК обусловлена комбинацией колец с ненасыщенными боковыми цепями в цисконфигурации. Молекула АБК имеет полосу поглощения в ультрафиолетовой области при длине волны 254 нм. Местом синтеза ее являются хлоропласты, однако не исключается синтез АБК и вне этих пластид.

Установлено, что под влиянием света некоторые каротиноиды (виолаксантин, лютеин и др.) деградируют до соединений, близких к АБК по строению и активности. О возможности образования АБК из ксантофиллов свидетельствует факт параллельного увеличения осенью содержания в листьях ксантофиллов и абсцисовой кислоты.

Схема образования абсцисовой кислоты:



Абсцисовая кислота передвигается по растению по флоэме (иногда и по ксилеме) к ростовым центрам, что свидетельствует о ее гормональной природе и регуляторной функции. Из известных нативных аналогов АБК можно назвать: трансизомер гликозид АБК (абсцизин-β-D-глюкопиранозид), фазеиновую кислоту и ксантоксин. В растениях АБК содержится главным образом в цисформе. Трансизомер обнаруживают в небольшом количестве лишь у некоторых видов растений (хлопчатник, земляника, яблоня, шиповник). Активность гликозида АБК вдвое меньше активности свободной АБК. Гликозид АБК рассматривают как запасную и транспортную форму; в растениях имеется специальный оксидативный механизм, обуславливающий инактивацию АБК. Гидролиз гликозида АБК осуществляется с помощью эстераз. Аналогом по биологической активности является ксантоксин, который обнаружен в листьях и побегах разных видов фасоли, гороха и других растений. Сходство химической природы и общность биосинтеза АБК и ксантоксина свидетельствуют о возможности их взаимопревращения. Химический переход ксантоксина в АБК подтверждается опытами.

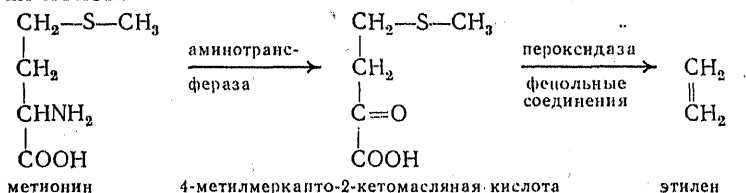
Абсцисовая кислота широко распространена в растительном мире. Много ее в старых листьях, зрелых листьях и плодах, покоящихся почках и семенах. В молодых, активно расту-

щих тканях ее значительно меньше. Абсцизовая кислота ингибирует деление и растяжение клеток. При задержке роста наблюдается накопление ее в растениях. Характерное действие АБК — индукция образования покоящихся почек у древесных растений и покоящихся клубней картофеля. Индуцирование покоя под действием АБК наблюдалось у изолированных почек клубней картофеля. Способность АБК вызывать ускорение образования отделительного слоя у черешков листьев и плодов, а следовательно, и их опадание установлены многими опытами. При этом повышается активность пектиназ, целлюлаз и протеаз, увеличивается образование этилена, который, в свою очередь, вызывает опадание плодов.

Возможный механизм действия АБК заключается в ингибировании включения меченого фосфора  $^{32}\text{P}$  в ДНК, РНК и белки; она подавляет активность РНК-полимераз, снижает скорость синтеза нуклеиновых кислот, действует на цитоплазматические мембраны, уменьшает поглощение фосфатов и усиливает поглощение ионов калия. Установлены факты синергизма АБК и гиббереллина, АБК и кинетина.

К ингибиторам относится этилен, этен,  $\text{H}_2\text{C}=\text{CH}_2$ , ненасыщенный углеводород, первый член гомологического ряда олефинов (алкены).

Этилен ускоряет созревание плодов и способствует старению всех частей растения. Это гормон старения. Он весьма реакционноспособен. Этилен образуется в незначительных количествах в тканях высших растений и животных как промежуточный продукт обмена веществ, синтезируется также бактериями, грибами и низшими растениями. У высших растений этилен образуется из аминокислоты метионина, что было доказано на срезах яблок:



Этилен также синтезируется в растениях путем восстановления ацетиленов  $\text{CH}\equiv\text{CH}$  до  $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ .

Содержащийся в различных органах высших растений (плодах, цветках, листьях, стеблях, корнях) этилен антагонистически взаимодействует с ауксинами. Этилен и ауксин ингибируют биосинтез и функционирование друг друга, гиббереллины также блокируют действие этилена. Этилен вызывает замедление роста, ускорение старения, созревания и опадания плодов, сбрасывания цветков, завязей, листьев (Ю. В. Ракитин). Предполагают, что этилен у высших растений функцио-

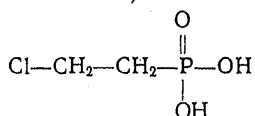
нирует без ковалентного связывания с клеточными компонентами. Образование этилена в растениях тормозится недостатком кислорода и может регулироваться светом.

Болезни растений (вирусные, бактериальные, грибные), различные механические воздействия (надрезание, сдавливание и т. п.) приводят к выделению этилена. Резкое изменение температуры также усиливает образование его. Это так называемый «стрессовый» этилен.

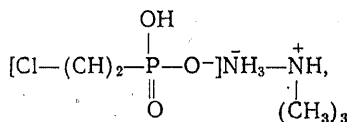
Спектр биологического действия этилена широк, он участвует в процессах роста и морфогенеза, но один из наиболее известных эффектов этилена — ускорение созревания плодов.

Существуют разные методы определения содержания этилена в растениях: химические (на основе взаимодействия этилена с серной кислотой, бромом, азотной кислотой), метод газовой хроматографии и метод биопроб — способность взрослых листьев томата отвечать эпинастией (изгибанием вниз) на присутствие этилена. Метод очень чувствительный.

Среди многочисленной группы химически разнородных соединений, объединенных общностью морфологического эффекта замедлять рост интактных растений и способствовать формированию утолщенных стеблей повышенной механической прочности (ретарданты), известны такие препараты, как этрел (2-хлорэтилфосфоновая кислота)



и дигидрел (бис-кислый-2-хлорфосфоновый-NN-диметилгидразил)



действующим веществом которых является этилен. Попадая в растение, они разлагаются с выделением этилена, обладающего ретардантной активностью, что проявляется в форме антигибереллинового эффекта. Образующийся в растениях в процессе метаболизма этилен при определенных условиях может играть роль эндогенного ретарданта.

В последнее время предложена новая гипотеза механизма действия регуляторов роста (Б. А. Курчий и Г. Н. Койдан), сущность которой состоит в следующем.

Липиды, входящие в структуру биологических мембран, состоят из полиненасыщенных карбоновых кислот, легко подвергающихся окислению, в результате чего проницаемость мембран и активность связанных с ними ферментов могут резко



изменяться. Это сказывается на жизнедеятельности клеток, вызывая усиление синтеза или распада биополимеров, ингибирование или стимулирование роста. Причинами такого изменения являются перекисное окисление ненасыщенных карбоновых кислот в мембранах и образование в клетках свободных радикалов, которые инициируют цепные реакции окисления мембранных липидов.

Считают, что все биорегуляторы небелковой природы способны под действием кислорода, ферментов и других факторов превращаться в живых клетках в свободные радикалы или в антиоксиданты. Например, биорегуляторы роста, содержащие перекисные группы  $\text{H}_2\text{O}_2$ , образуют свободные радикалы  $\text{HO} + \text{HO}$ ;  $\text{I}_2 \rightarrow \text{I} + \text{I}$ ; вещества, имеющие концевые ненасыщенные группы  $-\text{CH}=\text{CH}_2$ ,  $-\text{C}\equiv\text{CH}$ ,  $\text{>C}=\text{NH}$ ,  $-\text{C}\equiv\text{N}$ , также дают свободные радикалы. К таким веществам относится и этилен. Регуляторы роста, содержащие легко отщепляемый водород, превращаются в антиоксиданты, нейтрализующие свободные радикалы.

Считают также, что различные по структуре биорегуляторы могут иметь одинаковые функциональные группы, дающие свободные радикалы, например ауксины, гиббереллины и др.

Свободные радикалы в живой клетке способны не только окислять мембранные липиды, их действие может распространяться и на другие полимеры — нуклеиновые кислоты, белки и т. д. Полагают, что свободнорадикальные механизмы регуляции ростовых процессов носят общебиологический характер и могут быть вызваны у животных и растений не только химическими, но и физическими воздействиями (светом, излучением, магнитным полем и др.), индуцирующими образование биологически активных свободных радикалов.

Растущие органы, части и ткани растения характеризуются присутствием как фитогормонов, так и ингибиторов, в то время как в покоящихся тканях имеются только ингибиторы.

### **СИНТЕТИЧЕСКИЕ АНАЛОГИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ. ГЕРБИЦИДЫ**

Все большее практическое применение получают синтетические химические препараты — аналоги фитогормонов, природных ингибиторов и гербициды.

При вегетативном размножении растений черенками используют стимуляторы роста. Обычно синтетические ростовые вещества применяют для обработки трудноукореняющихся черенков древесных пород. К таким стимуляторам роста относятся гетероауксин ( $\text{C}_{10}\text{H}_9\text{O}_2\text{N}$  —  $\beta$ -индолилуксусная кислота), ин-

долилмасляная кислота и другие физиологически активные вещества. Черенки с целью быстрого их укоренения перед высадкой в грунт погружают морфологически нижним концом в 0,005—0,02%-ный раствор гетероауксина на 12—24 ч.

Синтетические стимуляторы роста употребляют также в овощеводстве и садоводстве, чтобы уменьшить опадание завязи и плодов.

Синтетические физиологически активные вещества применяют и для борьбы с сорняками.

Используют соединения, действие которых на растительный организм проявляется в нарушении нормального хода физиологических процессов, — гербициды избирательного действия. По химическим свойствам эти препараты близки к элементам цитоплазмы или различным важнейшим продуктам обмена веществ в растении. Гербициды — органические соединения. Их молекулы нейтральны, поэтому они свободнее и быстрее проникают в ткани и клетки растений, чем соединения, имеющие заряд. Поскольку ткани растения несут положительный и отрицательный заряды, проникновение в них катионов и анионов затруднено. Гербициды растворяются в жироподобных соединениях — липоидах, содержащихся в клетках. Проникая в цитоплазму, они легко вступают с ней во взаимодействие, вызывая нарушение нормального хода физиологических процессов, в результате чего наступает гибель растения или его части.

Из гербицидов особого внимания заслуживают производные 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты —  $(\text{C}_6\text{H}_3\text{Cl}_2) \cdot \text{O} \cdot \text{CH}_2\text{COOH}$  и 2-метил-4-хлорфеноксиуксусной кислоты —  $(\text{CH}_3\text{C}_6\text{H}_3\text{Cl}) \cdot \text{OCH}_2\text{COOH}$ .

Значительное распространение получили препараты группы 2,4-Д, характеризующиеся чрезвычайно высокой биологической активностью. Введение незначительного количества препарата (даже меньше 1 мг) в растение вызывает существенные изменения физиологических процессов, прежде всего роста. В сравнительно небольшой концентрации гербициды группы 2,4-Д угнетают рост и вызывают гибель многих растений. Первый признак нарушения нормального роста растений, обработанных гербицидами, — скручивание листьев. Молодые листья после обработки их указанными препаратами замедляют или прекращают рост, новые листья имеют уродливую форму. У обработанных гербицидами растений искривляется верхушка стебля, рост ее, а также более старых частей стебля приостанавливается, в результате чего растение полегает; стебли в нижней части начинают разрастаться в толщину, покровные ткани растрескиваются, образуются различные бугорки, начинается загнивание.

Все это свидетельствует о том, что в растительном организме под влиянием гербицидов происходят глубокие изменения.

Как показали наблюдения, под действием препаратов 2,4-Д угнетается фотосинтез, а дыхание, наоборот, резко усиливается, прекращается нормальное развитие растений, появляются различные аномалии в формообразовательных процессах, нарушаются углеводный и белковый обмен и ускоряются процессы распада сложных соединений на более простые.

Нарушение обмена веществ у растений объясняется тем, что под действием гербицида на цитоплазму активность определенных ферментов и направленность ферментативных реакций подвергаются глубоким необратимым изменениям, что приводит к аномалиям в жизнедеятельности растительного организма. Гербициды группы 2,4-Д уничтожают двудольные растения — горчицу полевую, лебеду, подмаренник, ярутку полевую и т. д., из многолетних двудольных — осот полевой, одуванчик, тысячелистник, хвощ полевой, цикорий дикий, молочай, полынь и др. Устойчивы к препаратам однодольные растения, в частности злаки. Причина неодинаковой реакции растений заключается в том, что разные виды, внешне даже близкие между собой, различаются по химическому составу, характеру и типу обмена веществ. Именно поэтому различные виды или одни и те же растения, но в разные фазы развития неодинаково реагируют на условия внешней среды — температуру, свет, влажность почвы и воздуха, концентрацию и состав питательных веществ и т. д.

Реакция растений на препараты 2,4-Д зависит от их строения и формы. Злаки с их узкими и почти вертикально расположенными листьями, покрытыми восковым налетом, значительно труднее смачиваются, чем двудольные растения с широкими, почти горизонтально расположенными листьями. Препарат применяют чаще всего в фазе кушения культуры. В этот период двудольные сорняки в основном еще не окрепли, легко гибнут от небольших доз гербицида, а злаковые культуры уже достаточно развиты и не реагируют на применяемые дозы препарата. Посевы рекомендуется обрабатывать в ясный солнечный день при температуре воздуха не ниже 12—15 °С. В результате действия гербицидов гибнет 70% сорняков, увеличивается урожай.

Применяют в качестве гербицидов производные триазина — симазин — 2-хлор-4,6-бис-(этиламино)-симм-триазин и атразин — 2-хлор-4-этиламино-6-изопропиламино-симм-триазин.

Симазин проникает в растение через корневую систему, поэтому его вносят в почву. Он токсичен для многих сорняков и культурных растений в начальные фазы их роста и развития.

Симазин и атразин токсически действуют на реакцию Хилла, митоз, синтез трикарбоновых кислот и др. Считают, что у устойчивой к симазину кукурузы наблюдается быстрый его

распад в результате взаимодействия с 2,4-диокси-7-метокси-1,4-бензоксазин-3-ОН, который содержится в растениях.

Химическая прополка посевов с применением гербицидов показала высокую экономическую эффективность этого метода борьбы с сорняками.

Известно свыше 1000 соединений с гербицидными свойствами. Для борьбы с сорняками используется около 200. Работы по изучению и созданию новых гербицидов продолжаются.

Исследования молекулярных механизмов действия гербицида диурона — действующее вещество NN-диметил-N'-(3,4-дихлорфенил)мочевина, мишенью которого являются светозависимые реакции растительной клетки, показали, что он блокирует перенос электрона между двумя пластохиноновыми компонентами ЭТЦ: хиноновым акцептором Q и пластохином в фотосистеме II. Диурон и другие гербициды-антифотосинтетики подавляют те или иные реакции мембранного светового периода фотосинтеза в хлоропластах, действуя на реакции высокоупорядоченной системы мембран этих пластид.

Гербициды системного действия группы 2,4-Д подавляют фосфоенолпируваткарбоксилазу в растениях с C<sub>4</sub>-фотосинтезом. Имеются гербициды, действующие на дыхание митохондрий, ядерный аппарат клетки, биосинтетические процессы.

### **ДЕФОЛИАНТЫ И ДЕСИКАНТЫ. СЕНИКАЦИЯ**

Для ускорения созревания культур, а также с целью облегчения механизированной уборки урожая в предуборочный период применяют химические препараты — дефолианты и десиканты. Для механизированной уборки урожая нужно вызвать листопад (дефолиацию) у растений хлопчатника, уничтожить ботву картофеля, провести предуборочное высушивание листьев и стеблей бобовых растений (десикация). С этой целью применяют различные препараты. Сроки дефолиации обуславливаются физиологическим состоянием растения, а также климатическими условиями, обеспечивающими эффективное действие препарата (температура воздуха, наличие росы). Так, опрыскивание хлопчатника хлоратом магния из расчета 10—12 кг препарата на 1 га (100—200 л раствора на 1 га) вызывает дефолиацию и интенсивное раскрытие коробочек.

Анатомо-физиологические признаки действия дефолиантов характеризуются, как и при естественном листопаде, образованием отделительного слоя клеток возле основания черешка листа. В результате разрываются покровные ткани черешка и сосудисто-волокнистых пучков, что и обуславливает опадание листа.

Комбайновая уборка картофеля, высадков сахарной свеклы, семенников люпина, клевера, люцерны и других бобовых куль-

тур, требует предуборочного высушивания листьев и стеблей — десикации. Химический метод предуборочного уничтожения ботвы картофеля обеспечивает нормальный режим работы картофелеуборочных машин и повышает продуктивность растений.

Для десикации картофеля применяют хлорат магния. Опрыскивают растения в период окончания формирования клубней и огрубения кожуры. Норма расхода 25—30 кг препарата на 1 га.

Усовершенствование и применение дефолиации и десикации сельскохозяйственных растений будут способствовать повышению их урожайности и полной механизации уборки урожая.

Для ускорения созревания сельскохозяйственных растений (яровой пшеницы, картофеля) в Сибири, северных и северо-западных районах европейской части СССР с неблагоприятными погодно-климатическими условиями в конце лета в 70-х гг. были предложены и испытаны в производственных условиях (В. Ф. Альтергот и др.) физиологически активные смеси, вызывающие ускорение созревания и старения растительного организма.

Такой прием предуборочной обработки посевов, получивший название сеникации (от лат. senium — старение), обеспечивает ускорение созревания пшеницы на 5—7 дней, повышение урожайности на 0,15—0,25 т с 1 га, содержания белка в зерне на 3—4%, крахмала на 2—4, всхожести на 5—10%.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. В чем состоит физиологическая роль генов?
2. Что такое большая кривая роста?
3. Что такое морфогенез?
4. Каково значение метода культуры изолированных протопластов, клеток и тканей для физиологии растений и биотехнологии?
5. Каковы спектр и механизм биологического действия фитогормонов?
6. Каковы значение тропизмов в жизни растений и механизм их действия?

# РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

## ПОНЯТИЕ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ

Познание причин и закономерностей дифференциации клеток и тканей, этапов развития растительного организма, причин его старения позволит найти рациональные способы управления его жизненным циклом и создать стройную теорию индивидуального развития. Признаки и свойства растительных организмов зависят от исторических условий формирования вида, филогенеза, его наследственности и изменчивости и от конкретных условий, в которых развивается индивидуум.

Всем разнообразным представителям живой природы — от простейших до высших растений, животных и человека — свойственна общая закономерность: существовать и развиваться в определенных условиях среды. Ч. Дарвин показал, что условия среды — температура, свет, питание и др. — факторы эволюции организмов, а ее движущими силами являются наследственность, изменчивость и естественный отбор.

Современная биология, изучающая процессы жизни на молекулярном уровне, раскрыла основы наследственности, которые связаны с химическими изменениями молекул ДНК. На основании исследований принципов генетического кода создана молекулярная генетика, которая раскрывает широкие перспективы для селекции растений и животных.

Под процессами развития растений понимают изменения в новообразовании элементов структуры организма, обусловленные прохождением им жизненного цикла (Д. А. Сабинин). Жизненный цикл растительного организма состоит из этапов. Основной критерий перехода от одного этапа к другому — возникновение зачаточных структур.

Этапы индивидуального развития растений (онтогенеза) и связанные с ними характерные структуры:

эмбриональный — образование зиготы;

ювенильный — прорастание зародыша и образование вегетативных органов;

зрелость — появление зачатков цветков, формирование репродуктивных органов;

размножение (плодоношение) — однократное или многократное образование плодов;

старение — преобладание процесса распада и малоактивных структур.

На каждом этапе новообразованию элементов структуры организма предшествуют соответствующие физиологические и биохимические процессы и преобразования.

Таким образом, последовательно совершающиеся физиологические, биохимические и морфологические изменения в растении представляют один общий процесс его роста и развития. Прохождение всех этапов онтогенеза сопровождается взаимодействием между клетками, тканями, органами. В этом взаимодействии заложено общебиологическое свойство — целостность растущего растительного организма.

Важным для науки и практики является познание закономерностей индивидуального развития растительного организма в определенных условиях внешней среды — онтогенеза. Под индивидуальным развитием понимают прохождение растительным организмом нормального жизненного цикла — от оплодотворения яйцеклетки, последующих вегетативных и генеративных процессов до естественной гибели. Онтогенез представляет собой последовательную смену указанных выше этапов на протяжении жизни растения.

По характеру своего развития растения делятся на однолетние, двулетние и многолетние, обладающие различными типами онтогенеза. Растения, цветущие и плодоносящие один раз в жизни, называются монокарпическими. К ним относятся однолетние растения, а также некоторые многолетники, например бамбук, который растет в течение 20—30 лет, потом зацветает и после плодоношения засыхает. У некоторых пальм с верхушечными соцветиями, например *Corypha umbraculifera*, после многих лет вегетативного роста образуется мощный ствол с розеткой листьев, на нем появляются цветки, а после созревания семян растение гибнет. К монокарпическим растениям относится мексиканская агава (*Agava americana*) с листьями длиной до 1 м. На родине она зацветает в возрасте 8—10, а в Европе — в возрасте 50 лет. Агава выбрасывает огромное соцветие высотой до 20 м, которое имеет около 1,5 млн цветков. После цветения надземная часть ее засыхает и появляется корневая поросль. В пустынях Средней Азии растет многолетнее растение ферула, которое цветет раз в жизни и после этого гибнет. Много монокарпических растений встречается среди двулетников (морковь, свекла, капуста), которые зацветают после перезимовки, и среди озимых форм.

Растения, которые цветут и плодоносят много раз, называются поликарпическими. К ним относятся многолетние плодовые, разнообразные комнатные растения — герань, примула, бегония и др. Характерная особенность поликарпических растений заключается в том, что после плодоношения они не погибают. Следует отметить, что различие между моно- и поликарпическими растениями в определенной мере условно. Ес-

ли — изменять условия культивирования, то многие монокарпические растения становятся поликарпическими. Пшеница и рожь — однолетние растения, но среди них имеются и многолетние формы. У белены, крапивы встречаются как многолетние, так и однолетние формы. Клещевина и хлопчатник на своей родине в тропиках произрастают как многолетние растения, а в умеренных широтах культивируются как однолетние. Если перенести в горы некоторые однолетние растения, то они развиваются как многолетние. Например, однолетнее растение мятлик луговой в горах становится многолетним. Количество однолетников в пределах Европы уменьшается при продвижении на север. Очень мало однолетников во флоре Арктики.

Эволюционные превращения покрытосемянных растений привели к образованию травянистых видов с коротким жизненным циклом (во многих случаях меньше одного года). В современной флоре имеются многочисленные растительные организмы, которые находятся на разных этапах эволюционного развития. Этот путь начинается от деревьев через кустарники, многолетние травы и заканчивается появлением однолетников, которые приспособляются к засушливым местам произрастания и составляют конечное звено эволюционной цепи среди покрытосемянных.

Травянистые растения являются производными редуцированными формами, возникшими в результате изменения климатических условий — похолодания, а следовательно, и сокращения вегетационного периода. Об этом свидетельствуют многочисленные факты в области палеонтологии и эволюционной морфологии. Жизненный цикл растения формировался в течение длительного эволюционного развития в различных условиях среды. Однолетний способ жизни травянистых форм нужно рассматривать как приспособление растений в процессе длительной эволюции к таким условиям, в которых вегетационный период прерывается более или менее длительным дефицитом влаги. Однолетние формы филогенетически близки к многолетникам и имеют ряд общих черт. Способность многолетних растений переходить к генеративному развитию и обильное цветение и плодоношение в первый год вегетации, сжатость жизненного цикла такого многолетника подтверждают это.

С давних времен физиологов интересовали вопросы развития растений. Немецкий ученый Г. Клебс в 1905 г. опубликовал книгу «Произвольное изменение растительных форм», в которой выступил против учения о жизненной силе. К. А. Тимирязев рассматривал ее как новый удар по витализму. Вместе с тем он подвергал критике идейные позиции Г. Клебса, которые характеризовались непоследовательностью. В опытах с грибом *Saprolegnia* и водорослями *Voucheria* Г. Клебс наблюдал непрерывный их рост без образования спор в условиях



яркого света и постоянного обновления питательных веществ. Водоросли *Voucheria* образовывали зооспоры после перенесения их в чистую воду в темноту. При выращивании на влажной почве зооспор у них не было. После того как водоросли помещали в слабый питательный раствор, наблюдалось образование зооспор. На основании этих опытов Г. Клебс утверждал, что онтогенез можно изменять во всех направлениях. Таким образом, он пришел к выводу о неустойчивости онтогенеза и об отсутствии каких-либо закономерностей в прохождении жизненного цикла у низших растений, с чем нельзя согласиться.

Однако ученый правильно утверждал, что на ход изменения индивидуального развития влияют внешние и внутренние условия. Он считал, что изменение условий питания, которые действуют на всю грибницу, является толчком, раздражением, которое определяет переход к половому размножению. Однако Г. Клебс не учитывал роли наследственных свойств растительного организма, благодаря которым каждый вид и даже сорт растения по-разному реагируют на одни и те же условия внешней среды. Работы ученого имели в свое время прогрессивное значение. Он делал попытки объяснить рост и развитие соотношением содержания сахаров и азотистых веществ в растении: накопление сахаров способствовало развитию, а азотистых веществ — усилению вегетативного роста. Но опытами такое утверждение доказано не было. К этому времени относится и другая теория, которую предложил Ю. Сакс. Сторонники ее (Ф. Вент и др.) объясняли рост и развитие как процессы, зависящие от веществ-органогенераторов — колинов: ризоколинов (корнеобразователи), каулоколинов (стеблеобразователи), филлоколинов (листообразователи) и т. д. Эту гипотезу остро критиковал К. А. Тимирязев, который доказал несостоятельность представлений об органогенераторах. Позже появилась гормональная теория роста и развития (Н. Г. Холодный, М. Х. Чайлахян). Согласно этой теории, рост и переход к цветению объяснялись образованием у растений флоригена (в листьях) или ауксинов (в стеблях).

Д. А. Сабинин, В. Г. Конарев рост и морфогенез растений связывают с содержанием нуклеиновых кислот в клетках. Д. А. Сабинин выдвинул гипотезу, согласно которой ритmicность физиологических процессов объяснялась неравномерностью синтеза нуклеопротеидов, отставанием его от синтеза других веществ в клетке, что трансформируется затем в макро-ритмы роста.

И. В. Мичурин обнаружил у плодово-ягодных растений биологические различия в процессе индивидуального развития, установил зависимость развития от внешней среды и на этом основании разработал способы управления онтогенезом расте-

ний. Он доказывал, что развитие организма неразрывно связано с развитием его наследственности в процессе эволюции.

Особенности индивидуального развития растений И. В. Мичурин рассматривал в неразрывном единстве филогенеза с онтогенезом. Изучение жизни растений с позиций единства филогенеза и онтогенеза помогло ему выявить особенности в процессе индивидуального развития плодовых деревьев, которые ученый назвал стадиями превращения дикого вида в культурный. В своих работах он приводит многочисленные примеры проявления биогенетического закона в жизни плодовых растений. Так, в работе «Получение благородных культурных сортов из сеянцев» (1908) он отмечал, что сеянцы в молодом возрасте по внешнему виду напоминают дикие формы. Это можно рассматривать как одно из проявлений биогенетического закона, согласно которому любой организм в зародышевом и детском возрасте проходит все те изменения, через которые прошел его род.

И. В. Мичурин также установил, что взрослые плодовые деревья имеют чрезвычайно большое влияние на прививаемые к ним молодые сеянцы, особенно гибридные. Этот метод прививки получил название метода ментора (воспитателя). Суть его заключается в том, что черенок или ветвь молодого организма заставляют с помощью прививки питаться пластическими веществами, вырабатываемыми организмом, имеющим устойчивую наследственность. Под влиянием питания формирование свойств организма изменяется. Метод ментора используют в селекционной работе, особенно в садоводстве. При прививке черенка сорта Антоновка полуторафунтовая в крону взрослого дерева сибирской яблони плоды Антоновки становились мелкими, цилиндрической формы и терпкими на вкус, т. е. утрачивали многие сортовые признаки. Выведенный гибрид черешни и вишни, названный Краса севера, давал белые плоды. Привитый на сеянцы садовой вишни, он дал ярко-розовые плоды. Эти примеры свидетельствуют о том, что метод ментора становится действенным в руках экспериментатора-селекционера при создании новых сортов и форм растений.

## **ФОТОПЕРИОДИЗМ**

Фотопериодизм — это реакция растений на соотношение продолжительности дня и ночи (фотопериоды), вызывающая изменения процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий. Одним из основных проявлений фотопериодизма является реакция зацветания растений и формирование репродуктивных органов.

Открытие зависимости между длительностью дня и цветением растений принадлежит американским физиологам В. Гарнеру и Г. Алларду, которые в 1920 г. предложили термин «фотопериодизм» для обозначения влияния продолжительности дня на переход растений к цветению, хотя эта зависимость была известна значительно раньше. Еще во времена К. Линнея на такое явление обратил внимание выдающийся русский географ А. И. Воейков в работе «Климат земного шара» (1884 г.), утверждая, что созревание растений зависит от длительности дня. К. А. Тимирязев в работе «Солнце, жизнь и хлорофилл» (1903 г.) указывал, что в северных широтах растениям необходимым более короткий период времени для развития, чем в более южных. Это обычно объясняют большей продолжительностью дня. Ускорение развития южных растений, например конопли, при выращивании в условиях короткого дня было обнаружено М. Турнуа во Франции в 1912 г.

Советские исследователи открыли закономерности в реакции растений на продолжительность дня в зависимости от этапов их развития, температуры и др.

По реакции на продолжительность дня растения делят на три основные группы: длинного дня, короткого дня и нейтрального дня.

Растения длинного дня цветут и плодоносят при продолжительности дня не менее 12 ч. К ним относятся озимые и яровые злаки первой группы (пшеница, рожь, ячмень, овес), все культуры семейства Капустные (капуста, редька, горчица и др.), все Макоцветные, Колокольчиковые, Бобовые (горох, фасоль), многие сорта подсолнечника, картофеля, сахарная свекла, лен и др. В группу короткого дня входят растения, цветение которых ускоряется при сокращении дневного освещения (менее 12 ч): злаки второй группы (кукуруза, могар, просо, суданка и др.), все Тыквенные, значительное количество Бобовых, хлопчатник, южные сорта конопли, много сортов табака, хмель, из овощных — батат, перец красный, из цветочных — астра и др.

К растениям нейтрального дня относятся растения, не обладающие фотопериодической чувствительностью и зацветающие почти одновременно при любой длительности дня (конские бобы, гречиха).

Кроме того, различают растения промежуточные (стенофотопериодические), зацветающие при средней продолжительности дня (например, тропическое растение *Micania scandens*); растения короткодлиннодневные, быстро зацветающие при воздействии на них сначала коротким, а затем длинным днем (например, скабиоза); растения длиннокороткодневные, которые быстро зацветают после пребывания их вначале в условиях длинного, а потом короткого дня (например, *Cestrum nocturnum*).

По данным Б. С. Мошкова, фотопериодические реакции охватывают все стороны жизнедеятельности растений, а не только репродуктивное развитие. Обнаружено, что фотопериодическую реакцию растений нарушают инфракрасная радиация и температура воздуха, окружающего растение. На этом основании ученый предлагает реакцию растений на суточные ритмы лучистой энергии называть не фотопериодизмом, а актиноритмизмом. Дело в том, что основным фактором, определяющим фотопериодическую реакцию растений, является не свет, а темнота. Б. С. Мошков с помощью интересных опытов показал, что если чередовать свет и темноту (по 12 ч), а затем дать 12 ч темноты, то растения короткого дня будут цвести, а растения длинного дня не достигнут этой фазы. И наоборот, если создать условия непрерывного 12-часового освещения, а потом влиять чередованием света и темноты, то растения короткого дня не будут цвести, а растения длинного дня перейдут к цветению. Следовательно, актиноритмическую реакцию растений определяет не длительность дня, а, наоборот, продолжительность ночи. Деление растений на растения короткого и длинного дня автор считает неправильным и предлагает первые назвать никтофильными, а вторые — никтофобными.

Среди растений, произрастающих в умеренных широтах, преобладают растения длинного дня. К растениям короткого дня относятся выходцы с юга. Таким образом, существует прямая связь между географическим происхождением растений и продолжительностью дня в течение вегетационного периода.

Исследования показали, что на развитие растений в значительной мере влияют интенсивность и спектральный состав света. В связи с этим большой интерес представляют опыты В. И. Разумова, который доказал, что красный свет действует как естественное дневное освещение, а синий воспринимается растением как темнота. Если освещать растения короткого дня ночью красным светом, то они не цветут; растения длинного дня в этих условиях зацветают раньше, чем в обычных. Освещение растений в ночное время синим светом не нарушает влияния темноты. Следовательно, длинноволновый свет воспринимается как дневной свет, а коротковолновый — как темнота. Таким образом, качественный состав света оказывает влияние на развитие растений.

Однако существует иной взгляд, а именно, что все световые лучи, если они достаточно интенсивны, воспринимаются растением как дневное освещение. Считают, что спектральный состав света в течение дня почти одинаковый. В значительной мере изменяется лишь его интенсивность — наименьшая утром и к вечеру и наибольшая в полдень. В связи с этим определенный интерес представляет гипотеза С. С. Шаина, сущность которой заключается в следующем. Растениям короткого дня, происхо-

дящим из тропических и субтропических стран, для нормального развития необходим солнечный свет большей интенсивности с относительно большим количеством коротковолновых лучей. Растения длинного дня, наоборот, лучше развиваются при относительно большем количестве длинноволновых лучей. С. С. Шаин экспериментально доказал, что при посеве растений длинного дня рядами с севера на юг, а короткого дня (подсолнечник, кукуруза) — с востока на запад они лучше развиваются и дают больший урожай. Растения, высеянные рядами с севера на юг, лучше освещаются, потому что лучи падают перпендикулярно к ним в утренние и вечерние часы, когда сравнительно больше длинноволновой фракции спектра. В полдень, когда в солнечном свете сравнительно много коротковолновых лучей, растения в рядах затевают друг друга. Следовательно, посевы с рядами, расположенными с востока на запад, получают больше коротковолновых лучей в течение дня, чем при посеве с севера на юг.

В опытах лаборатории фотосинтеза Украинской сельскохозяйственной академии при пунктирных посевах кукурузы с ориентацией рядов с северо-востока на юго-запад КПД фотосинтеза за вегетационный период повышался на 0,15—0,21% по сравнению с ориентацией рядов с севера на юг. Урожайность зерна кукурузы при этом возрастала на 10—13%. Современные методы измерения фотосинтетически активной радиации показали, что при высоте солнца над горизонтом 20° и в течение дня спектральный состав ФАР почти не изменяется. Кроме того, большая продуктивность посевов с определенной ориентацией рядов обуславливается не только условиями освещения. При разной ориентации рядов растений условия корневого питания и водного режима также будут неодинаковыми, что, в свою очередь, влияет на поглощение и использование ФАР.

Повышенную продуктивность посевов с определенной ориентацией рядов канадский ученый У. Питтман объясняет реакцией корневой системы на направленность магнитных силовых линий Земли. В результате этого создаются лучшие условия питания растений. Направленность рядов имеет большое значение при посевах и посадках лесных пород, а также при рубках, уходе за молодняком. В южных широтах и в условиях резко выраженного солнечного климата широтное расположение рядов деревьев имеет положительное значение, так как лучше обеспечивается их взаимная защита от избыточной радиации и перегрева. В северных широтах более эффективно меридиальное расположение рядов, что способствует лучшему прогреванию почвы в междурядьях (П. С. Погребняк).

## ФИТОХРОМНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ

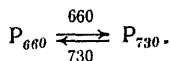
Фотобиологические реакции растений на продолжительность дня и ночи индуцируются и регулируются пигментной фитохроматической системой.

Известно, что разнообразные и даже не связанные между собой фотобиологические реакции растений, такие, как всхожесть семян, образование антоцианов в проростках, фотопериодизм, рост растений, регулируются одной и той же пигментной системой, получившей название фитохромной.

Особенность фитохромной системы заключается в том, что эффект, вызванный действием красных (К) или синих (С) лучей на семена и растения, как правило, аннулируется при последующем их облучении светом дальней красной области (КДК- и СДК-эффект). Этот светочувствительный пигмент был открыт в 1952 г. американскими физиологами Г. Бортвиком и С. Гендриком. В дальнейшем из растений был выделен пигмент, обладающий фотообратимостью и названный фитохромом (Р или Ф). Обнаружение фитохрома оказалось возможным благодаря использованию дифференциального спектрофотометра, с помощью которого на листья этиолированных растений направлялся монохроматический свет и затем быстро фиксировалось изменение оптических свойств листьев (*in vivo*). Было выявлено, что под действием К- или ДК-света спектры поглощения этиолированных растений изменяются. Такие изменения спектров поглощения были обнаружены *in vitro* (в щелочных растворах экстрактов таких растений) под действием красного и дальнего красного света.

Методом хроматографии на фосфате кальция и сефадексе и электрофореза из этиолированных проростков овса и других растений был выделен и очищен пигмент белковой природы фитохром. В нем обнаружено высокое содержание аминокислот: аспарагиновой, глутаминовой, серина, аланина и лейцина. В молекуле фитохрома предполагается содержание 10—11 сульфгидрильных групп, в хромофоре его имеется система конъюгированных двойных связей, которые изменяются под влиянием освещения (В. Л. Кретович).

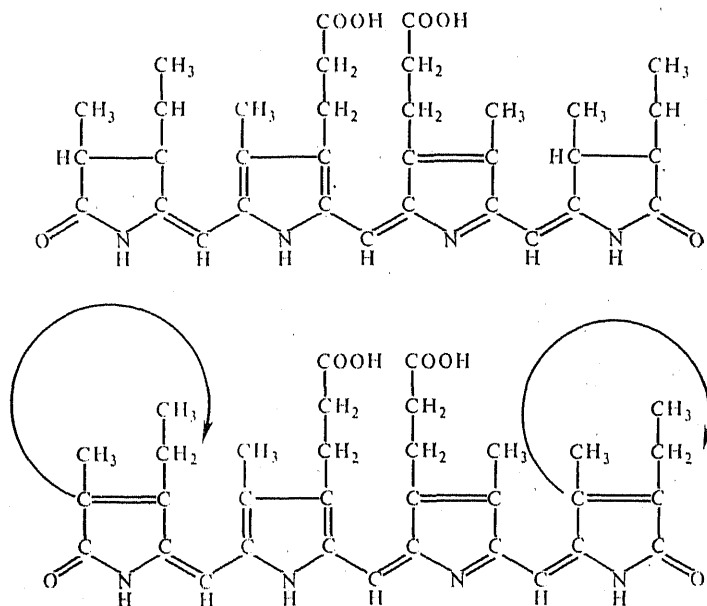
Фитохром обладает свойством обратимо переходить из одной формы в другую под действием света соответствующей длины волны:



У растений, выращенных в темноте, он находится в более стабильной форме, имеющей максимум поглощения при 660 нм. При освещении растений К-светом он активизируется и превращается в другую форму, поглощающую свет в дальней красной

области спектра (максимум поглощения 730 нм). Под воздействием света дальней красной области  $P_{730}$  мгновенно ( $10^{-3}$  с) превращается в  $P_{660}$ . В темноте при физиологических температурах в присутствии кислорода этот переход обычно осуществляется за 3—4 ч. Интенсивность света, необходимая для таких взаимопревращений, столь низка, что практически не оказывает существенного влияния на процесс фотосинтеза. Установлено также, что качественно различающиеся лучи света вызывают различные эффекты. Красный свет необходим для развития всех растений. Он задерживает цветение некоторых из них, способствует прорастанию семян, предупреждает вытягивание стебля. Под действием красного света в тканях растений иногда появляется красная окраска. Противоположное действие вызывает более длинноволновый красный свет.

Ниже показана хромофорная группа фитохрома: вверху — структура, чувствительная к красному свету, внизу — к дальнему красному свету.



Считают, что дихроизм молекулы фитохрома и взаимопревращения его обусловлены цистрансизомеризацией хромофора фитохрома и конформационными перестройками белка. Эти свойства фитохрома лежат в основе фотопериодизма растений.

Американские ученые Х. Бортвик, У. Батлер, Р. Даунс провели интересные исследования. Они показали, как влияют красные и инфракрасные лучи на растительные организмы. Так,

если дурнишник (*Xanthinum spinosum*) 2 ч выдержать на свету и 22 ч в темноте, то он зацветет. Если во время темнового периода провести облучение светом с длиной волны 735 нм (инфракрасные лучи) в течение 4 мин, то растение цвести не будет. В другом варианте опыта на растение действовали 4 мин светом с длиной волны 660 нм (красные лучи) — оно зацветало. В опыте с соей (растение короткого дня) на нее влияли продолжительной темнотой (длинная ночь) и среди ночи 2 мин действовали красным светом — растения не зацветали. Но если потом (после действия 2 мин красным светом) облучали 2 мин инфракрасным светом, соя зацветала. Таким образом, реакция у сои на красные и инфракрасные лучи фотообратима. У дурнишника, который выращивали при 8-часовом дне, реакция на красный и инфракрасный свет была такой же, как у сои.

Для прорастания семян многих растений необходим красный свет. Например, семена салата в темноте при воздействии в течение 1 мин красным светом (660 нм) прорастают, а если потом эти семена освещать 1 мин (длина волны 735 нм), они не прорастают. Таким образом, можно чередовать действие лучей 660 нм и 735 нм на семена много раз, и результат будет зависеть от того, какие лучи действовали последними.

Ниже показано действие К- и ДК-света на всхожесть семян салата сорта Grand Rapids, % (по Х. Бортвику):

К	70
К+ДК	6
К+ДК+К	74
К+ДК+К+ДК	6
К+ДК+К+ДК+К	76
К+ДК+К+ДК+К+ДК	7
К+ДК+К+ДК+К+ДК+К	81

В этой обратимой фотореакции участвует водорастворимый сложный и устойчивый белок — фермент фитохром. Структура пигмента фитохрома близка к фикобилинам (молекулярная масса 90 000—150 000). Фитохром в растениях содержится в количестве  $5 \cdot 10^{-8}$ — $5 \cdot 10^{-7}$  моля. При действии на фитохром светом с длиной волны 660 нм он обесцвечивается, а с длиной волны 735 нм приобретает синий цвет. Опытами доказано, что с помощью такой фотохимической реакции можно превратить штамбовую форму фасоли во вьющуюся, у которой междоузлия увеличиваются в 4 раза. Для этого на 7—9-дневные проростки фасоли воздействуют в конце дня в течение 4 дней по 4 мин инфракрасными лучами.

К. Хэмнер и Д. Боннер отметили решающую роль темнового периода в фотопериодической реакции растений. К такому заключению они пришли на основании опытов с короткодневным растением (дурнишник), которое не зацветало в условиях ко-



роткого дня, если темновой период прерывался даже на незначительное время. Прерывание же светового периода темнотой не оказывало существенного влияния. Длиннодневные растения при коротком дне не зацветают, но прерывание темноты светом способствует переходу их к репродуктивному этапу развития.

Изучение эффективности отдельных участков спектра показало, что наибольший эффект при прерывании темнового периода дает красный свет (640—660 нм). Именно он при незначительной интенсивности и кратковременном действии в период темноты обеспечивает стимуляцию репродуктивного развития длиннодневных растений и задерживает цветение короткодневных. Впервые значение красного света в репродуктивном развитии растений было показано в работах советского ученого В. М. Катунского (1937 г.).

Обратимый переход фитохрома из одной формы в другую и тот факт, что красный свет, обладающий регуляторным действием в фотопериодических реакциях, переводит его в форму  $P_{735}$ , показывают, что для прохождения темнового периода фитохром должен находиться в форме, поглощающей красный свет. После этого осуществляются реакции, обеспечивающие образование веществ, которые стимулируют развитие короткодневных растений и задерживают развитие длиннодневных. Реакция превращения пигмента  $P_{735}$  в  $P_{660}$  — предварительная по отношению к реакциям образования регулирующих веществ, служит датчиком времени и определяет величину темнового периода. Длительность темнового периода поэтому характеризуется четким пороговым значением, и прерывание его светом тормозит развитие короткодневных растений и стимулирует развитие длиннодневных.

Доказано, что фототропическая чувствительность связана с состоянием фитохрома в coleoptile проростка кукурузы. Максимальная чувствительность к К-свету находится в трехмиллиметровой верхушке coleoptilia. Восьмидесятичасовые проростки кукурузы облучали К-светом (660 нм), после чего синий свет (436 нм) вызывал фотопериодическую индукцию. На устьичные движения фитохромная система также оказывает влияние. Так, если темновой период на короткое время прерывался и растение освещалось интенсивным красным светом, то наблюдалось изменение устьичных движений.

Понижение листьев и никтинастические движения у *Mimosa pudica* и *Albizia julibrissin* связаны с фитохромной системой. Полагают, что фитохром является составной частью плазмалеммы и под влиянием света изменяется ее проницаемость вследствие конформационных изменений пигмента и мембраны.

У. Батлер и Р. Даунс считают, что все явления роста и цветения растений нужно рассматривать в свете полученных новых данных о значении длинно- и средневолновой красной части

спектра, что фитохром является активным началом, обуславливающим фотопериодическую реакцию и морфогенез у растений: свет→фитохром→ДНК→морфогенез.

По данным японского ученого Т. Ямомото, фотосинтетическая система обуславливает в клетках уровень НАДФ—НАДФН, а красный свет повышает этот уровень. Доказано также, что фитохромная система контролирует биосинтез каротиноидов и активность липоксигеназы: красные лучи снижают активность, а ДК-свет предотвращает снижение активности фермента.

При освещении изолированных корней проростков фасоли золотистой (*Phaseolus aureus*), растущих в темноте, К-светом в окончаниях корней возникает положительный биоэлектрический потенциал; при действии на эти проростки ДК-света появляется отрицательный биоэлектрический потенциал, т.е. возникновение потенциалов—процесс обратимый. При появлении положительного биоэлектрического потенциала корневые окончания длиной 6—8 мм прилипают к поверхности отрицательно заряженного стекла—адгезия корней. Она возникает в результате действия света на изменение проницаемости биомембран и развития соответствующего электрохимического градиента в мембране за счет поступления и изменения ионных потоков в клетках корневых окончаний. У нитчатой зеленой водоросли мужожки (*Monogotia* sp.), в клетке которой имеется крупный и единственный хлоропласт, движения его четко подчиняются регулирующему влиянию фитохромной системы.

Для проявления фитохромной реакции необходимо очень незначительное количество энергии в виде квантов К- и ДК-лучей в пределах от 15 до 265 мкВт/см<sup>2</sup> при соотношении между К- и ДК-светом 6,5—1,7.

Помимо низкоэнергетической, имеется высокоэнергетическая фитохромная система, для которой активными являются синяя и дальняя красная области спектра (С- и ДК-лучи), воздействующие на многие формообразующие процессы у ряда растений (салат латук, горчица белая и др.). Так, в клетках эпидермиса семян и субэпидермальных клетках гипокоты горчицы белой синтез антоцианов наиболее эффективно проходит в синей (449 нм) и дальней красной (718 нм) областях спектра (Д. М. Гродзинский). Взаимосвязь низко- и высокоэнергетических систем фоторецептора фитохрома, соотношение его форм и механизм действия в растениях с учетом экологических факторов в настоящее время изучаются.

Широкий круг физиологических процессов, контролируемых фитохромом, и присутствие его в клетках представителей самых разнообразных видов фотосинтезирующих организмов указывают на то, что фитохром является древней и универсальной регуляторной системой растений. Механизм его действия изучен

недостаточно. Согласно одной из гипотез, он связан с изменением проницаемости биологических мембран. Фитохром влияет на конформационные изменения плазмалеммы, при которых обнаруживаются места взаимодействия с фитогормонами. Участие фитохрома в физиологических процессах обусловлено наличием хромофорных групп — билинов, по спектральным и хроматографическим свойствам близких хромофорам фикоцианинам.

## ТЕРМОПЕРИОДИЗМ

Кроме фотопериодизма, у растений наблюдается термопериодизм. Так, исследование оптимальных условий роста томата показало, что ночные температуры должны быть ниже дневных. Болезни томата, появляющиеся вследствие непрерывного освещения (хлороз, задержка роста), можно предупредить, если чередовать свет и темноту с 24-часовым циклом или изменять температуру с тем же циклом.

Установлено, что для тропических растений разница между дневными и ночными температурами должна быть 3—6 °С, для растений умеренного пояса 5—7° и для растений пустынь 10 °С и более.

Изучение периода перехода растений к цветению показало, что у растений с явной фотопериодической реакцией четко проявляются изменения реакции на колебание температуры. Ф. Вент полагает, что при управлении поведением растений термопериодизм следует считать более общим механизмом, чем фотопериодизм. На основании докладов на Международном симпозиуме по биологическим часам можно утверждать, что реакция на свет и температуру у растений изменяется на протяжении суток параллельно. Таким образом, высокая и низкая температуры действуют на образование репродуктивных органов противоположно. Реакция на изменение температурного режима у растений длинного дня совпадает с фазой максимальной чувствительности к красному свету, а у растений короткого дня — с максимальной чувствительностью к темноте (Б. Швеммле). Следовательно, чередование высоких и низких температур служит регулятором внутренних часов, как и темнота.

Практический и научный интерес представляет концепция С. И. Радченко о температурных градиентах. Различают градиенты во времени, градиенты среда — растение и вертикальные градиенты. Например, при выращивании рассады капусты в фитотроне и парниках при пониженной температуре почвы (отрицательном градиенте) растения отличались лучшими биохимическими показателями, что положительно сказалось на росте и развитии их после пересадки, урожайность на 28,6—44,4% превысила урожайность растений, выросших при положитель-

ном температурном градиенте. Урожайность других овощей при отрицательном градиенте была выше контрольных: растений салата на 98,4%, шпината на 107,1, редиса на 27,4%. Отрицательные температурные градиенты положительно сказываются и на продуктивности плодовых деревьев.

Причину однозначной реакции растения на фото- и термопериодизм, по-видимому, следует искать в изменении температурного фактора, влияющего на активность ферментной системы, метаболизм и регуляторную систему растений.

Яровизация — это реакция растения на воздействие в определенный период его жизни низких положительных температур (2—10 °C). Проявляется она в ускорении наступления периода плодоношения.

Опыты Н. М. Сисакяна показали, что в листьях пшеницы в фазе кущения после яровизации наблюдается ослабление синтетической активности ферментов (синтезирующих сахарозу) и соответствующее увеличение их гидролитической активности. Другие исследования также выявили характерные закономерности в изменении активности отдельных дыхательных ферментов. В начале яровизации у озимой пшеницы в зародыше отмечается повышение активности цитохромоксидазы, позже ее активность снижается и проявляется деятельность другого фермента — аскорбинооксидазы. В листьях озимой пшеницы при посеве яровизированными семенами активность цитохромоксидазы немного меньше, чем в листьях неяровизированной пшеницы.

Полагают, что одна из причин наблюдаемых изменений у яровизированных растений — это изменение на ранних этапах онтогенеза способности клеток к образованию митохондрий.

У озимой пшеницы Мироновская 808 митохондриальная фракция, выделенная из тканей яровизированных проростков, была больше, активность окислительно-восстановительных ферментов выше, чем у неяровизированных.

## ГОРМОНАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Установив, что растения короткого дня быстрее зацветают при коротком дне, а растения длинного дня — при более длинном дне и что органами, воспринимающими свет, являются листья, некоторые исследователи начали искать объяснение причин перехода к плодоношению в происходящих в них процессах.

М. Х. Чайлахян в 1937 г. выступил с утверждением, что из листьев, находящихся в условиях необходимого светового режима, в конус нарастания поступает особое вещество — гормон цветения, который вызывает образование цветков из меристемы. Свои предположения он изложил в так называемой гормональной теории развития растений. Суть этой теории заключается в том, что развитие растений управляется осо-

быми гормонами, которые в той или иной форме содержатся в семенах и вырабатываются в листьях, а затем передвигаются по стеблю к точке роста. Переход растений к генеративной фазе развития осуществляется при накоплении определенной концентрации гипотетического гормона цветения. Когда в верхушечной точке роста накопится достаточное его количество, растение перейдет к плодоношению. Ученый допускает существование специального гормона цветения — флоригена.

Н. Г. Холодный считал, что цветение вызывается не гипотетическим флоригеном, а гормоном роста — ауксином. Он писал, что в основе изменений, связанных с развитием растений, лежит влияние на точку роста каких-то активных веществ, т. е. качественные изменения в онтогенезе происходят под влиянием гормонов.

Гормональная теория развития растений подвергалась критике за постулирование гипотетического гормона развития — флоригена.

М. Х. Чайлахян, продолжая работать над проблемой онтогенеза высших растений, предложил новую гипотезу о внутренних факторах цветения. Он различает трофические и гормональные факторы фотопериодической реакции перехода растений к цветению. Растения длинного дня переходят к цветению при усиленном углеводном обмене и высокой активности металлсодержащих оксидаз, а короткого дня — при усиленном обмене соединений азота и терминальных («конечных») оксидаз дыхания. Ученый считает, что гормональные факторы состоят из двух систем — веществ, образующихся в листьях (гиббереллины и антезины), и веществ, синтезирующихся в почках стеблей (ауксины и производные нуклеинового обмена). Все виды растений имеют перечисленные метаболиты, но для перехода к цветению нужно их соответствующее количество и соотношение.

В условиях длинного дня увеличивается содержание гиббереллинов, углеводов и ауксинов, а в условиях короткого дня — антезинов, белков и производных нуклеиновых кислот.

В настоящее время гипотеза флоригена представляется как бикомпонентный комплекс гормонов цветения, состоящий из двух групп гормонов, обуславливающих образование и рост цветососов, и гормональных веществ, вызывающих формирование цветков, названных антезинами. Образование этого комплекса гормонов происходит в результате как автономного, так и индуцированного механизма регуляции в различном соотношении у разных экологических групп растений.

Таким образом, гипотеза флоригена за 50 лет прошла определенную эволюцию. Примечателен тот факт, что в настоящее время фитогормоны рассматривают в процессах индивидуального развития (цветения длиннодневных и короткодневных растений) как компоненты механизма передачи наследственных

свойств и процессов индивидуального развития в качестве эффекторов, регулирующих депрессию и репрессию гена-оператора и гена-регулятора (см. с. 478).

## **ТЕОРИЯ ЦИКЛИЧЕСКОГО СТАРЕНИЯ И ОМОЛОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ**

На протяжении вегетации растения происходят закономерные изменения длины междоузлий, размеров, формы и окраски листьев в зависимости от их положения на стебле. У растения с разветвленным стеблем видно, как изменяется морфология листьев на отдельных побегах от их основания к верхушке. У разных органов растения в зависимости от возраста наблюдаются характерные морфологические отличия. Это явление получило название *возрастной изменчивости*.

Учение о возрастной изменчивости разрабатывали советский биолог Н. П. Кренке и его сотрудники. Н. П. Кренке установил закономерности возрастной изменчивости у разных форм тутового дерева, листья которого служат кормом для шелкопряда. Он также обнаружил это явление у яблони и других растений и показал, что у тутового дерева старение проявляется, например, в изменении формы листовой пластинки: первые листья у его семянца имеют яйцевидную форму, у листьев, образующихся позже, яйцевидная листовая пластинка превращается в пластинку с сердцевидным основанием. Следовательно, чем моложе лист семянца, тем меньше у него проявляется сердцевидная форма. У сеянцев гибридных форм тутового дерева, которые отличаются скороспелостью, эти переходы выражены более резко, а у сортов и форм, поздно вступающих в плодоношение, формы листовой пластинки изменяются медленнее.

У однолетних сеянцев скороспелых сортов яблони листья расположены гуще, чем у сортов, позже вступающих в плодоношение, т. е. у скороспелых сортов междоузлия короче, ветвление сильнее, видоизменяются также и другие признаки.

Свои взгляды на морфологию растений Н. П. Кренке сформулировал в теории циклического старения и омоложения растений, которая заключается в следующем.

1. Каждый организм, начиная от возникновения, непрерывно стареет до своей естественной смерти.

2. Непрерывное старение в первой половине жизни прерывается периодическим омоложением, которое заключается в появлении новых органов, побегов, листьев и др. Новые органы замедляют темпы старения.

3. Новообразования у растений (листьев, побегов) испытывают влияние стареющего организма. В связи с этим существует понятие физиологический возраст, который состоит из собственного возраста того или иного органа и общего воз-

раста растения. С этой точки зрения листья недельного возраста, появившиеся на однолетнем или десятилетнем сеянце, если они имеют даже одинаковую форму, неравноценны, поскольку они неодинаковы по физиологическому возрасту. В пределах дерева листья на побегах высших порядков ветвления физиологически всегда будут более старыми, чем листья того же возраста на побегах низших порядков ветвления. В результате с возрастом уменьшается и способность растений к омоложению. Поэтому, по Н. П. Кренке, старение их проявляется в прогрессирующем снижении способности к омоложению. Ведущим противоречием, которое определяет индивидуальное развитие организмов, он считает борьбу двух противоположностей—старения и омоложения.

4. Цикличность онтогенетического развития заключается в том, что дочерние клетки при своем новообразовании являются временно омоложенными по отношению к материнским. В результате нарастания верхушки побегов или корня происходит частичное омоложение конуса нарастания. В жизни растений можно наблюдать постепенно ослабевающие циклы омоложения, которые охватывают отдельные клетки меристемы, конусов нарастания побегов и корней. Это проявляется в закономерном изменении формы, размеров, окраски листьев, длины корешков и междоузлий и др. Под влиянием увеличения общего возраста растения происходит последовательное старение конуса нарастания.

5. Скорость старения, а позже и нормальная средняя продолжительность жизни определяются начальным потенциалом жизнеспособности и обуславливаются генетическими особенностями вида.

Таким образом, жизнь индивидуума сводится к постепенной утрате потенциала жизнеспособности. С этим нельзя согласиться, потому что, например, взрослые деревья, приближающиеся к плодоношению, мощнее и жизнеспособнее, чем молодые сеянцы. Это несовместимо с утверждением о расходе потенциала жизнеспособности.

Однако обычное омоложение в природе может происходить. Если, например, срубить дерево или куст, скосить клевер или люцерну, то появляются отростки из спящих почек. Это и есть омоложение.

Приведенные основные положения теории и экспериментальные данные представляют теоретический и практический интерес.

Установленные Н. П. Кренке морфологические изменения в побегах в связи с изменением их возраста являются внешним проявлением сложных внутренних превращений, происходящих в растительном организме в процессе онтогенеза, и коррелируют со скороспелостью или позднеспелостью. Установленные корреляции

ляции между морфологическими и физиолого-биологическими признаками имеют практическое значение при отборе скоро- и позднеспелых сеянцев плодовых деревьев по длине междоузлий, при выборе листьев тутового дерева для кормления шелкопряда и т. д.

## **МОЛЕКУЛЯРНАЯ ТЕОРИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**

В историю науки об индивидуальном развитии растений отечественные ученые (К. А. Тимирязев, И. В. Мичурин, Д. А. Сабинин, М. Х. Чайлахян, В. И. Разумов, Б. С. Мошков, Н. П. Кренке и др.) вписали немало замечательных страниц. Однако создание общей материалистической теории онтогенеза все еще остается актуальной задачей современности. Такое положение объясняется тем, что до последнего времени процессы индивидуального развития растений исследовались отдельно от биохимии, биофизики, клеточной физиологии и генетики, не хватало достаточно глубоких и конкретных знаний о взаимосвязях процессов развития.

В последнее время основные проявления жизни, в частности наследственность и развитие организмов, исследуются на молекулярном уровне. С рождением молекулярной биологии появились и определенные предпосылки для правильного понимания процесса индивидуального развития растений и создания синтетической теории онтогенеза.

Основы современной биологии базируются на трех великих обобщениях — законе превращения энергии, клеточном строении организмов и эволюционной теории Ч. Дарвина, которые сыграли большую роль в развитии биологии как науки.

Ч. Дарвин установил факторы эволюции организмов, свойственные особой форме движения материи — жизни. Биосфера (гидросфера, тропосфера и литосфера) как среда жизни представлена организмами — дискретными системами. Они пространственно отделены от окружающей среды, но взаимодействуют с внешними условиями по типу открытых систем. Стойкость таких систем, продолжительность их существования определяются постоянством превращения веществ, закономерным объединением синтеза и распада, которые в совокупности составляют у живых организмов биологический метаболизм (А. И. Опарин).

В процессе эволюции у растений наследственно закрепились так называемые эндогенные ритмы. Внутренние факторы синхронизируют эндогенные ритмы с условиями внешней среды, которые периодически изменяются (например, продолжительность дня, высота солнца, температура и др.).



Учение об индивидуальном развитии растений до последнего времени развивалось преимущественно в морфологическом направлении. Физиологические закономерности развития под влиянием внешних факторов определялись главным образом на основании морфологических проявлений и изменений растительного организма.

На основании достижений молекулярной генетики и экспериментальных исследований молекулярной биологии развития создаются гипотезы о механизмах индивидуального развития растительных организмов. Эти гипотезы основываются на современной генной теории наследственности, сущность которой заключается в следующем. С зарождением жизни на Земле возникла одновременно и новая форма движения материи — саморазвитие живого мира, основой которого является ассимиляция.

Наследственность — это признак самой жизни, повторяемость, возобновляемость организмов, способность организма накапливать, сохранять и передавать потомству информацию, определяющую чередование аминокислот в полипептидных цепях всех белков. Они, в свою очередь, определяют качественную специфику, которая сложилась и изменяется под влиянием внешней среды.

Процессами материальной передачи наследственности управляют хромосомы ядра клетки. В хромосомах имеются специальные образования — гены, которые химически представляют собой дезоксирибонуклеиновую кислоту. В молекуле ДНК хранится вся информация, которая определяет структуру белков клетки, т. е. все признаки организма. Потомкам наследственная информация передается через удвоение, или р е д у п л и к а ц и ю, молекул ДНК. Синтез белка осуществляется в рибосомах (полисомах) и пространственно отделен от ДНК.

В синтезе белка участвуют рибонуклеиновые кислоты (РНК): рибосомная (рРНК), транспортные (тРНК) и информационные, или матричные (мРНК). Транспортные РНК переносят аминокислоты к рибосомам, а мРНК «переписывает» генетическую информацию с нуклеотидного шифра ДНК сначала на лабильные соединения, которыми являются РНК, а потом на шифр аминокислот. От последовательности нуклеотидов в молекуле мРНК зависит последовательность аминокислот в молекуле белка. Процесс передачи этой последовательности называется т р а н с л я ц и е й.

Имеются особые гены, комплементарные рРНК, тРНК и мРНК. Все виды РНК синтезируются с помощью фермента РНК-полимеразы на матрице ДНК, затем тРНК и мРНК транспортируются в цитоплазму, где с их участием в рибосомах осуществляется синтез белка.

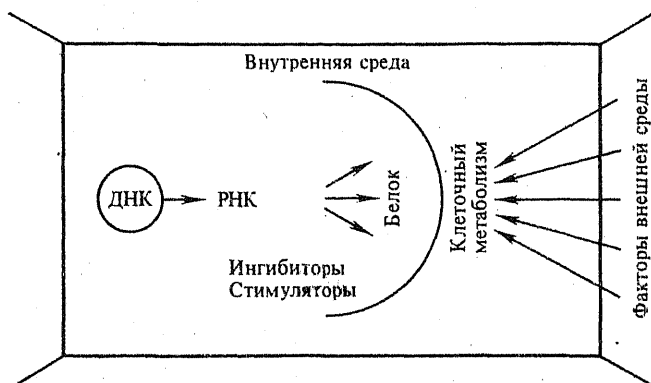


Рис. 80. Графическое изображение влияния факторов внешней и внутренней среды на метаболизм клетки.

Таким образом, считают, что передача наследственных свойств организмов происходит по схеме: ДНК→РНК→белок→обмен веществ→формирование наследственных свойств и признаков. Однако исследования показали, что матрицей для биосинтеза белков может быть не только ДНК, но и РНК, например, в вирусах растений, у которых нет ДНК.

Дополнительный запас информации организмы как открытые динамические системы получают за счет непрерывного взаимодействия с окружающей средой (рис. 80).

Представление о развитии растений дают процессы дифференциации клеток меристематических тканей. Эти ткани в результате деления и соответствующего обмена веществ под влиянием внутреннего или внешнего сигнала приобретают свойства специализированных тканей и переключаются с вегетативного пути развития на репродуктивный. Считают, что каждая клетка содержит полный набор генетической информации, т.е. обладает свойством тотипотентности. Тотипотентная клетка при определенных условиях может регенерировать в целый организм. Все биохимические и большинство морфогенетических отклонений клетки осуществляются с участием ферментов. Наличие определенных ферментов для каждого типа химических реакций, происходящих в клетке, — основной закон биологии.

По гипотезе Д. Боннера, наиболее фундаментальным и важным отличием одной клетки от другой является содержание в них определенных типов ферментов. Следовательно, дифференциация осуществляется с помощью механизмов регуляции синтеза таких ферментов каждой клеткой в процессе развития.

Наиболее изучена регуляция синтеза запасного белка семян гороха — глобулина, который состоит из двух компонентов — легумина и вицилина. Эти компоненты образуются лишь в клет-

ках семядолей гороха. Выделенный из молодых семядолей хроматин состоит почти из равных частей ДНК и белка гистона и негистоновых белков. Освобожденная от гистона ДНК из хроматина (ген) служит матрицей для синтеза мРНК, обуславливающей синтез белка глобулина.

Электронно-микроскопические исследования показали, что участки хромосом, активно синтезирующие РНК, находятся в «рыхлом состоянии», а неактивные участки содержат перекрученные, агрегированные материалы (Г. П. Георгиев).

Свойственный данному растительному организму характер обмена веществ определяется его генетической природой, от которой зависят специфический для него набор ферментов и соотношение скоростей ферментативных процессов. Таким образом, способность растений к саморегуляции процессов при изменении условий существования осуществляется двумя путями — регулированием синтеза ферментов и регулированием их активности.

Биосинтез индуцированных ферментов вызывается или значительно ускоряется каким-либо веществом, чаще субстратом, на который действует данный фермент. Индуцирование фермента можно вызвать с помощью некоторых веществ, на которые этот фермент не действует. Может происходить также ингибирование образования ферментов. Так, синтез ферментов нитрат-редуктазы и гидроксиламинредуктазы значительно усиливается при введении в ткани растений соответственно нитрата и гидроксилamina.

Согласно теории французских ученых — генетика Ф. Жакоба и биохимика Ж. Моно, соединения, которые индуцируют или репрессировать синтез того или иного фермента, влияют на структурные гены путем двойной генетической детерминации. Структурные гены определяют молекулярное строение белков. Наряду с группой структурных генов в полинуклеотидной цепочке расположен так называемый ген-оператор, или оперон, — единица генетической регуляции. Оперон — группа генов, определяющих синтез группы функционально связанных ферментов. Оперон контролирует, т. е. включает и выключает, тот или иной структурный ген, от которого зависит синтез соответствующего фермента. Рядом с геном-оператором находится промотор, с которым связывается фермент ДНК-зависимая РНК-полимераза, синтезирующая матричную РНК, кодирующая синтез ферментов А и Б. Работа гена-оператора, в свою очередь, зависит от вещества, которое называется репрессором. Репрессор, по-видимому, имеет белковую природу и образуется под влиянием гена-регулятора. Репрессор может взаимодействовать с соединениями, индуцирующими синтез данного фермента (явление индукции), а также с соединениями, которые репрессировать его образование (явление репрессии).

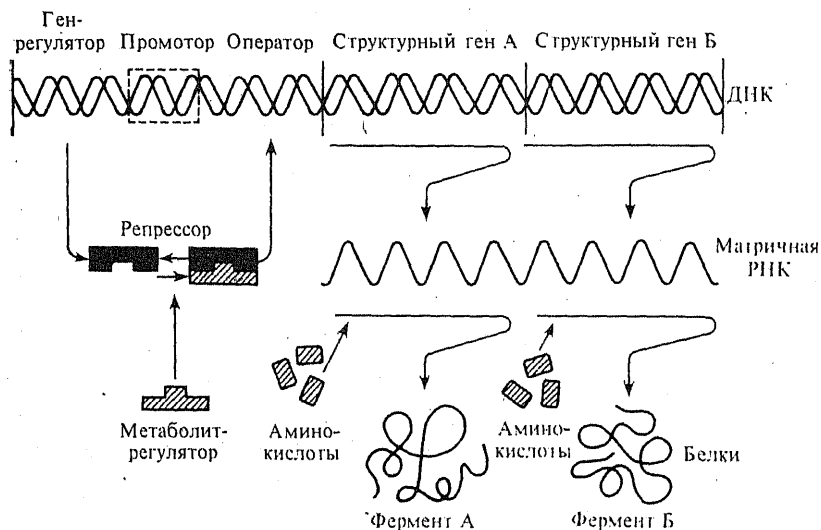


Рис. 81. Регулирование синтеза ферментов репрессором.

На рисунке 81 показана дерепрессия одного из участков ДНК, с которого как бы снят тормоз, после чего синтезируется соответствующая мРНК и начинает действовать весь механизм синтеза данного индуцированного фермента. Один ген-регулятор может управлять многими структурными генами, а один ген-оператор — контролировать несколько структурных генов, если они расположены рядом. Продукт гена-регулятора является репрессором, влияющим на структурные гены, а в случае соединения репрессора с соответствующим метаболитом-эффектором последний изменяет его конформацию и вызывает дерепрессию или, наоборот, увеличивает репрессию. Считают, что эффекторами, регулирующими развитие растений, являются физиологически активные вещества (фитогормоны).

Ниже приведены примеры действия репрессоров и эффекторов в растительных организмах.

Глазки свежесобранных клубней картофеля не прорастают даже при наличии благоприятных для роста условий, так как они находятся в состоянии покоя. Явление покоя заключается в том, что геном (совокупность генов) глазков картофеля полностью репрессирован и неспособен синтезировать РНК, поэтому вся система синтеза белков недействительна. Если же подействовать на такие глазки гибберелловой кислотой или этиленхлоргидрином, то они прорастают. Эти вещества влияют на геном глазков как эффекторы и вызывают дерепрессию. По-видимому, часть генов освобождается от белков гистонов, и под влиянием этих уже активных генов синтезируются ферменты, необходимые для жизнедеятельности глазков картофеля.

Растение ячменя содержит ген, контролирующий синтез  $\alpha$ -амилазы в эндосперме семени. До прорастания семени этот ген полностью репрессирован. Когда же семя прорастает, растущий зародыш посылает в эндосперм сигнал в виде гибберелловой кислоты (эффектор), который дерепрессирует ген фермента  $\alpha$ -амилазы. При этом синтезируется  $\alpha$ -амилаза, которая поступает в эндосперм и вызывает превращение крахмала. Данный процесс лежит в основе оसолодения и изготовления солода из зерна ячменя. Если из семени удалить зародыш и эндосперм без зародыша и поместить во влажную среду, то  $\alpha$ -амилаза синтезироваться не будет. Если же на такой эндосперм ячменя подействовать гибберелловой кислотой, то  $\alpha$ -амилаза образуется интенсивно. Образование этого фермента зависит от синтеза РНК- и ДНК-матрицы под влиянием гибберелловой кислоты. Следовательно, происходит дерепрессия генома, усиливается синтез РНК, и в результате начинает действовать вся система синтеза фермента  $\alpha$ -амилазы.

Переход растений от вегетации к репродукции с точки зрения молекулярной биологии можно объяснить следующим образом. Под влиянием определенного фотопериода в листьях вырабатываются вещества-эффекторы (вещества стероидной природы). Эффекторы поступают в соответствующие клетки и вызывают дерепрессию генов, которые до этого были репрессированы. Дерепрессированные гены участвуют в формировании цветков, плодов, семян и т.д. На этих генах синтезируется РНК, вызывающая синтез ферментов, необходимых для развития репродуктивных органов. Так, содержание нуклеиновых кислот весной в генеративных почках черешни в 1,5—2 раза выше, чем в вегетативных почках (П. А. Комарницкий). В почках, которые трансформируются в плодовые почки, уменьшается содержание гистонов\*, повышается концентрация РНК, что способствует усилению синтеза соответствующих белков-ферментов.

Таким образом, представление о развитии растения в аспекте молекулярной биологии как процессе, который запрограммирован последовательной упорядоченной репрессией и дерепрессией отдельных структурных единиц генома, подтверждается еще и тем, что отдельные продукты генома появляются лишь в определенных клетках в соответствующие фазы онтогенеза. Переход на обусловленный путь развития (морфогенетическая индукция) заключается в том, что приводится в действие определенная программа, которая содержит все последовательные изменения

---

\* В хромосомах ядра обнаружено четыре типа гистонов. По-видимому, некоторые виды их контролируют структуру, а не активность генов. Возможно, что различные типы гистонов обусловлены разной реактивностью генов.

и реакции, необходимые для жизненного цикла растительного организма. Эти реакции и изменения реализуются при участии экзогенных факторов среды.

М. Х. Чайлахян, анализируя роль автономного и индуцированного механизмов регуляции цветения у различных по своей фотопериодической реакции видов растений, также приходит к заключению, что такие механизмы присущи всем видам. Общей основой автономного и индуцированного механизмов является генетический аппарат, который получает от внешней среды сигналы, информацию через аппарат гормональных воздействий, приводит в действие индуцированный механизм регуляции цветения растений. Другими словами, фитогормоны входят в кибернетическую систему, которая в сочетании с энергетической системой управляет развитием растительного организма.

### **ФИЗИОЛОГИЯ ОПЫЛЕНИЯ И ОПОЛОДТОВOREНИЯ РАСТЕНИЙ**

Воспроизведение себе подобных — общее свойство любого организма. В индивидуальном развитии высших цветковых растений репродуктивный период связан с глубокими изменениями обмена веществ, физиологии, анатомии и морфологии отдельных органов и организма в целом.

Установлены многофакторность инициации (образование меристемами цветковых зачатков и предшествующие им преобразования) и регуляции цветения, разнообразие и видовая специфичность ответной реакции цветения растений на воздействие комплекса внешних условий. Конечный результат этих превращений — формирование генеративных органов, оплодотворение и образование плодов.

Цветок покрытосемянных растений представляет собой укороченный побег с видоизмененными листьями. Он состоит из чашечки, лепестков, андроеца и гинецея. Чашечка в большинстве случаев зеленая и образуется из свободных или сросшихся чашелистиков. Андроец — совокупность тычинок, которые являются микроспорофиллами. Гинецей — один или несколько пестиков, состоящих из плодолистиков, или мегаспорофиллов. Нижняя часть пестика — завязь, в которой находится семенной зачаток — мегаспорангий, средняя часть — столбик, верхняя — рыльце.

Рассмотрим физиологические особенности опыления и оплодотворения как процессы взаимодействия между мужскими и женскими генеративными элементами.

Цитологические и биологические исследования показали, что при половой дифференциации тканей цветка формируются две комплементарные биохимические системы — мужская и женская. Сами по себе они малоактивны, а объединяясь, вызывают интенсивный метаболический процесс.

Ч. Дарвин в работе «Действие перекрестного опыления и самоопыления» указывал на большую чувствительность генеративных элементов цветков к внешним условиям. Он отмечал, что вряд ли существует в природе что-либо более удивительное, чем чувствительность половых элементов к внешним влияниям и утонченность их взаимного сродства. Некоторые небольшие изменения внешних условий или опыление собственной пылью могут привести к их полной стерильности и сделать растения фертильными при опылении пылью любой особи того же вида. Таким образом, Ч. Дарвин характеризовал женские и мужские генеративные элементы как очень реактивные и чувствительные к различным влияниям.

Большое внимание уделяется исследованию физиологически активных веществ, пыльцы типа ферментов, витаминов, ростовых веществ которые играют важную роль в оплодотворении.

По данным лаборатории фотосинтеза Украинской сельскохозяйственной академии, пыльца разных видов растений подсолнечника, укропа, кукурузы, конопли содержит различное количество сахаров (моно- и дисахаридов), каротиноидов, нуклеиновых кислот и аминокислот. В пыльце ветроопыляемых растений — кукурузы и конопли — много моно- и дисахаридов (10—13 мг%) по сравнению с пылью укропа, а в пыльце насекомоопыляемого растения подсолнечника отмечено большое количество моносахаридов (18,2 мг%) и очень мало дисахаридов (0,61 мг%). Пыльца кукурузы содержит очень мало каротиноидов (4,41 мг%) — почти в 30 раз меньше, чем пыльца подсолнечника и укропа (107—116 мг%). Содержание нуклеиновых кислот также разное: в пыльце конопли 749 мг%, укропа — 320, кукурузы — 201,5, а ДНК — соответственно 173,3, 78,8, 77,6 мг%, и совсем их нет у подсолнечника. Пыльца этих растений различается и по аминокислотному составу. Тирозин и триптофан обнаружены лишь в пыльце конопли, а в пыльце подсолнечника и укропа — аминокислоты из группы так называемых незаменимых (эссенциальных) аминокислот — треонин, валин, метионин, фенилаланин, лейцин.

Для пыльцы характерно высокое содержание свободного пролина, количество которого у некоторых видов достигает 1,5% массы сырого вещества, тогда как в пестиках его очень мало. Например, в пыльце кукурузы пролина в 6000 раз больше, чем в пестиках. Для очень редуцированного мужского гаметофита семенных растений аминокислота пролин является удобной формой запасного вещества, которое используется в различных направлениях, поддерживая высокий уровень метаболизма. В прорастающей пыльце и в тканях пестика свободный пролин используется для синтеза оксипролинсодержащих белков, необходимых для роста пылевых трубок и синтеза ферментов. Часть пролина вовлекается в процесс дыхания

как источник энергии, освобождая при этом большое количество азота для синтеза новых аминокислот и белков (Н. Т. Кахидзе, Е. А. Бритиков, Н. А. Мусатов). Известно, что в семействах Лютиковые, Лилейные, Капустные, Пасленовые, Тыквенные и многих других пыльники, рыльце и цветоложе желтого цвета. Исследования С. И. Лебедева и др. показали, что желтый цвет андроеца и гинецея у растений этих семейств обусловлен наличием в пыльце и тканях пигментов каротиноидов. Установлено, что характерной особенностью пыльцы насекомоопыляемых растений (количество которых составляет 80% общего числа видов высших растений) является локализация каротиноидов во внешнем слое — экзине, который содержит липидные отложения в непластидном состоянии.

У ветроопыляемых растений каротиноидов почти нет, а у некоторых видов небольшое количество их связано протендами пыльцевой клетки в интине. Пыльца с желтой или оранжевой окраской под влиянием рассеянного света приобретает запах  $\beta$ -ионона и напоминает запах фиалки или земляники. Это свидетельствует о разложении молекулы каротина (под действием света и кислорода) и отщеплении от нее колец  $\beta$ -ионона. По-видимому, запах пыльцы связан с летучими продуктами распада различных веществ, прежде всего каротина, и освобождением  $\beta$ -ионона.

Кроме провитамина А (каротина), в пыльце обнаружены витамины Е и В<sub>1</sub>. Прижизненное исследование внутренних тканей цветоложа цветков плодовых деревьев из семейства Розоцветные (абрикос, персик, слива, черешня и др.) показало, что внутренняя бесцветная сторона цветоложа возле основания имеет оранжевую окраску, которая обусловлена наличием в клетках большого количества хромопластов оранжевого цвета. Такая дифференциация в окраске внутренних тканей наблюдается и у цветков растений других семейств. Следует отметить, что у розоцветных тычиночные нити и пестик своими основаниями срастаются с нижней частью окрашенного цветоложа, из вегетативных клеток которой, по-видимому, образовались и развились тычиночные нити, пыльники и пыльца. Питание андроеца осуществляется непосредственно за счет клеток этих тканей цветоложа, снабжая пыльники каротиноидами.

Некоторые производные каротина, например желтый пигмент рыльца пестика шафрана — кроцин (гликозид дисахарида гентиобнозы и каротиноида кроцетина), а также некоторые соединения каротина с белками и лецитином хорошо растворяются в воде. Это свидетельствует о возможности передвижения каротиноидов в тканях растений. Каротиноиды локализуются в цветках многих растений в самой разнообразной форме: так, у *Forsythia* — в виде темно-желтых полос на желтых лепестках, у барбариса — в виде наростов оранжевого цвета; в основании



маленького невзрачного мужского цветка скумпии (*Colinus cogigria*) имеется оранжевый диск, ткани которого с вросшими в него тычиночными нитями и пыльниками содержат значительное количество каротиноидов, и т. д.

У некоторых растений рыльце пестика также имеет каротиноиды. Например, у тыквы, тюльпана, шиповника пыльца и рыльце содержат каротиноиды, но их всегда больше в пыльце. В большинстве случаев пыльца и рыльце окрашены неодинаково — пыльца желтого или оранжевого цвета, а рыльце бесцветное. При попадании желтой пыльцы на бесцветное рыльце (опыление) оно окрашивается, пыльца обесцвечивается. Желтый пигмент с липидными отложениями «сползает» с пыльцы на рыльце пестика так, как это происходит при проращивании ее на агаровой питательной среде. Такое явление можно наблюдать при опылении белой акации, традесканции, цинерарии и других растений. Проникновение желтых пигментов каротиноидов пыльцы в ткани рыльца активизирует прорастание пыльцевых зерен. Проращивание пыльцы конопля, бегонии и других растений на питательных средах с добавлением чистого препарата каротина в концентрациях 0,0025 и 0,005% показало, что наличие этого пигмента в среднем положительно влияет на прорастание, причем количество прорастающих пыльцевых зерен возрастает. При повышении концентрации каротина в среде до 0,05% процент прорастающих пыльцевых зерен уменьшается почти вдвое.

При прорастании пыльцы каротиноиды (ксантофиллы) играют роль депо кислорода для окислительно-восстановительных реакций и стимулирующее действие их находится в прямой зависимости от содержания кислорода в молекулах пигментов — лютеина ( $C_{40}H_{56}O_2$ ) и виолаксантина ( $C_{40}H_{56}O_4$ ).

Рыльце, на которое попала пыльца, выделяет на поверхностных клетках капли жидкости, способствующие набуханию и прорастанию пыльцевых зерен. Таким образом, при опылении начинается активный обмен веществ между пыльцой и рыльцем.

Опыты со смесью пыльцы различных растений показали, что наличие в смеси одного компонента с высоким содержанием каротина (пыльца акации) способствовало лучшему прорастанию второго компонента смеси (пыльца бегонии или бузины), который почти не содержит каротиноидов. Однако наряду с положительным влиянием пыльцы с большим содержанием каротина на прорастание пыльцы, не содержащей каротина, наблюдается и отрицательное действие одного компонента смеси на другой. Например, пыльца подсолнечника и укропа (содержит много каротиноидов) отрицательно влияет на пыльцу бегонии (содержит мало каротина) и кукурузы (содержит очень мало каротиноидов), а пыльца конопля (содержит очень мало каро-

тиноидов) стимулирует прорастание пыльцы кукурузы. Возможно, в последнем случае положительное влияние оказывает высокое содержание нуклеиновых кислот (РНК) в пыльце конопля.

Следовательно, одним из факторов взаимного положительного или отрицательного влияния пыльцы разных видов растений в смеси на ее прорастание является различное содержание каротиноидов в пыльцевых зернах. Каротин и каротиноиды выполняют важную физиологическую функцию в редукционном делении при микроспорогенезе. Пониженное содержание каротиноидов в пыльниках некоторых растений приводит к нарушению микроспорогенеза и образованию abortивной пыльцы.

Наибольшая насыщенность каротиноидами тканей завязи совпадает по времени с редукционным делением в макроспорогенезе. Каротиноиды играют важную роль и в физиологических процессах, которые осуществляются в семенном зачатке при двойном оплодотворении. В. А. Поддубная-Арнольди наблюдала скопление окрашенных каротиноидами капелек в зародышевом мешке в момент слияния ядер.

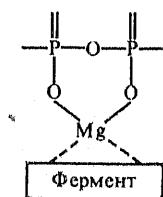
Исследования, проведенные в лаборатории фотосинтеза Украинской сельскохозяйственной академии (С. И. Лебедев, Н. П. Савченко, И. М. Алейников), показали, что в превращении каротиноидов участвует оксидоредуктаза — липоксигеназа, катализирующая окисление некоторых полиеновых соединений с образованием их перекисей и гидроперекисей. Перекиси, обладая высокой реакционной способностью, могут окислять каротиноиды до бесцветных продуктов — витамина А и иононовых колец. Липоксигеназа обнаружена в различных частях цветка; особенно активна она в тканях андроеца и гинецея, что свидетельствует об участии этого фермента в процессах воспроизведения растительного организма.

Биосинтез и активность фермента липоксигеназы связаны с фитохромной системой. Имеются данные Э. Либберта, что липоксигеназа образуется при содержании физиологически активной формы пигмента  $P_{730}$  менее 1,2% общего количества фитохрома в тканях растений, а при уровне 2,5% репрессируется соответствующий ген, ответственный за биосинтез этого фермента.

При поглощении квантов света светочувствительными пигментами, хромофорные молекулы которых встроены в мембраны клетки, наблюдаются конформационные изменения белковых участков молекулы фитохрома, а через них и мембранных образований, что приводит к изменению условий ферментативного катализа. Количественное содержание и активность липоксигеназы могут контролироваться на генном уровне и зависеть от концентрации промежуточных или конечных продуктов в биохимической цепи реакций. Липоксигеназа, участвуя во вторичном окислении каротиноидов, приводит к образованию продуктов

окисления — веществ терпеноидной природы. Один из таких продуктов —  $\alpha$ -ионон — может служить источником для синтеза абсцизовой кислоты, которая снижает липоксигеназную активность, по-видимому, путем аллостерического взаимодействия. Исследования показали влияние различного качества света на активность липоксигеназы и прорастание пыльцы. Более высокая активность энзима и лучшее прорастание пыльцы наблюдались при красном свете. При синем свете не отмечен даже первичный акт прорастания пыльцы — набухание. Синий свет, как более богатый энергией по сравнению с красным, по-видимому, вызывает распад каротиноидов до изопреновых групп с образованием абсцизовой кислоты, ингибирующей  $\alpha$ -амилазу и липоксигеназу, необходимые для прорастания пыльцы.

Преобладание коротковолновых лучей при недостаточной освещенности (пасмурная погода) в период формирования генеративных органов и оплодотворения растений отрицательно сказывается на урожайности ряда сельскохозяйственных культур. Так, установлено, что снижение освещенности в этот период ухудшает развитие пылевых зерен и вызывает мужскую стерильность. Кроме того, выяснено, что при затенении до уровня сплошной облачности в репродуктивный период уменьшается содержание магния в пыльце. Магний способствует накоплению каротиноидов, кислород которых интенсивно используется с участием липоксигеназы тканями андроея и гинецея во время цветения. Известно, что магний участвует в ферментативных реакциях, в том числе в фосфорилировании, как фактор, который путем образования хелатов соединяет фермент или кофермент с субстратом:



Магний может действовать как кофактор, влияя на гидратацию белков, связанную при известных условиях с изменениями конформации; он переводит фермент в состояние более высокой каталитической активности.

Корневая подкормка магнием в начале выхода в трубку злаковых и в начале закладки цветковых почек у двудомных растений улучшает оплодотворение, завязывание плодов, что способствует увеличению урожайности.

Большую роль в прорастании пыльцы играют также кальций и бор. По-видимому, определенная концентрация кальция в завязи служит хемотропическим раздражителем, направляю-

щим рост пыльцевой трубки к семенному зачатку. Бор защищает пыльцевые зерна и трубки от разрыва осмотическими силами и способствует углеводному обмену, особенно при повышенных температурах. В прорастающих пыльцевых зернах и молодых пыльцевых трубках отмечается активное движение цитоплазмы. Японский ученый Н. Камия наблюдал в пыльцевых трубках *Lilium auratum* колебательные, циркуляционные движения цитоплазмы.

По данным сравнительных гистохимических исследований, физиолого-биохимические показатели пестика и рыльца, пыльники и пыльцевых трубок различны. Так, ткани рыльца имеют кислую реакцию клеточного сока, а пыльца и пыльцевые трубки — нейтральную или слабощелочную; в пыльце мало воды, значительно больше ее в тканях пестика и рыльца; у пестика, и особенно рыльца, дыхание интенсивное, а у пыльцы — слабое.

Пыльца и пыльцевые трубки покрытосемянных растений характеризуются более высоким содержанием, разнообразием и активностью ферментов, витаминов, веществ типа ауксинов по сравнению с пестиками.

Большое количество гидролитических ферментов в пыльце влияет на рыльце после опыления. Когда пыльца попадает на рыльце, вещества пыльцы и рыльца взаимодействуют, происходит взаимная активация. Кислая реакция среды и окислительные ферменты рыльца способствуют взаимодействию биохимических компонентов пыльцы и рыльца (В. А. Поддубная-Арнольди). Аскорбиновая кислота, сульфгидрильные соединения рыльца активируют гидролитические ферменты (амилазу, инвертазу, протезазу) и усиливают превращение липидов и каротина, которых много в пыльце (Е. А. Бритиков). У многих покрытосемянных ряд биохимических компонентов (цитохромоксидаза, полифенолоксидаза, SH-группы, гетероауксин, аскорбиновая кислота и т. д.) локализуется главным образом у основания столбика, что стимулирует рост пыльцевых трубок в направлении к завязи (В. А. Поддубная-Арнольди).

Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок значительно влияют на обмен веществ пестика: повышается интенсивность дыхания, изменяется водный режим, увеличивается содержание аскорбиновой кислоты, крахмала, сахаров, белков, фосфорных соединений и т. д. Установлено также возникновение и распространение биоэлектрического потенциала на пестиках (например, у кукурузы) при нанесении пыльцы на рыльце (А. И. Духовный). В оплодотворенных женских клетках возрастает количество митохондрий и пластид, которые вносятся в зародышевый мешок пыльцевыми трубками вместе с ядром и питательными веществами, содержащимися в их протопласте.

Следовательно, при опылении и оплодотворении объединение

мужского и женского гаметофитов как комплементарных систем вызывает активизацию метаболических процессов в генеративной системе растений.

### **МАКРОСПОРОГЕНЕЗ, МИКРОСПОРОГЕНЕЗ, ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ**

При оплодотворении происходит слияние двух половых клеток, или гамет, — мужской (отцовской) и женской (материнской) в один зачаток — зиготу.

Образованию половых клеток предшествуют процессы макроспорогенеза, или образования макроспоры, зародышевого мешка, и микроспорогенеза, или образования микроспор — пыльцы.

Суть макроспорогенеза заключается в том, что из археспоральной клетки, которая развилась в нуцеллусе семенного зачатка завязи, в результате редукционного деления или мейоза образуются четыре гаплоидные клетки макроспоры, или мегаспоры. Одна из четырех макроспор превращается в зародышевый мешок с яйцеклеткой (женский гаметофит).

Мужской гаметофит (пыльцевое зерно) образуется из спорогенной ткани молодого пыльника тычинки редукционным делением ее клеток и образованием тетрады клеток, ядра которых имеют гаплоидный набор хромосом. Затем клетки тетрады становятся пыльцевыми зернами. Молодые клетки вначале одноядерные, с гаплоидным набором хромосом. В результате эквационного деления содержимое пыльцевого зерна распределяется в две неравные по размеру голые клетки — вегетативную (большого размера) и генеративную (меньшего размера). После второго эквационного деления у многих растений генеративная клетка образует две новые голые клетки, которые называются спермиями, или мужскими гаметами. Следовательно, у многих растений пыльцевое зерно, покрытое двойной оболочкой, содержит три голые клетки: вегетативную и два спермия (рис. 82).

При прорастании пыльцы на рыльце пестика образующаяся пыльцевая трубка попадает через канал столбика и микропиле в зародышевый мешок. Передний конец пыльцевой трубки разрывается, и содержимое ее выделяется в зародышевый мешок. Один из спермиев, сливаясь с яйцеклеткой, дает зиготу, которая превращается в зародыш с диплоидным набором хромосом, а второй спермий сливается с диплоидным ядром зародышевого мешка и образует клетку, дающую начало эндосперму семени. В этом и заключается процесс двойного оплодотворения, открытый в конце прошлого столетия С. Г. Навашиным.

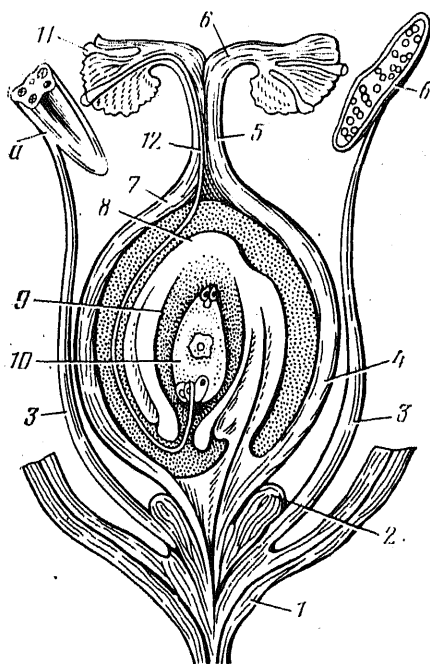


Рис. 82. Схема строения пестика, тычинок и роста пыльцевой трубки:

1 — основание околоцветника; 2 — нектарник; 3 — две тычинки; пыльник левой (а) разрезан поперек, пыльник правой (б) — по длине; 4 — стенка завязи; 5 — столбик; 6 — рыльце, в завязи один анатропный семенной зачаток с двумя покровами; 7 — семенной зачаток; 8 — халаза; 9 — нуцеллус; 10 — зародышевый мешок с тремя антиподами, вторичным ядром, яйцеклеткой и двумя синергидами; 11 — пыльца, прорастающая на рыльце пестика в пыльцевые трубки, одна из них (12) тянется через столбик и завязь к пыльцевходу (микропиле).

Интенсивное разрастание завязи и образование плода зависят от оплодотворения и формирования семени. Завязь начинает разрастаться только после оплодотворения на ранних этапах образования зародыша. Объясняется это следующим образом. После оплодотворения

в завязи резко повышается синтез и увеличивается количество естественных биологически активных веществ — ауксинов. Высокое содержание их поддерживается в течение всего периода формирования зародыша семени, в котором они образуются.

Существует прямая зависимость между количеством ауксинов и интенсивностью роста завязи. Плоды, содержащие больше семян, крупнее плодов, в которых семян мало. Если зародыш повреждается и не формируется, то тормозится поступление ауксинов в завязь, останавливается рост плода, и он опадает.

Действуя физиологически активными веществами на семенной зачаток, можно искусственно вызвать разрастание околоплодника без оплодотворения. Плоды образуются бессемянные (партекарпия) и значительно больших размеров, поскольку у семенных плодов значительная часть питательных веществ расходуется на образование семян.

Гистохимические и биохимические исследования показали, что процессы опыления и оплодотворения вызывают усиление физиологической активности, приток большого количества пластических и физиологически активных веществ и ферментов к развивающимся генеративным органам.

## Вопросы для самоконтроля

1. Из каких этапов состоит онтогенез?
2. Что такое генетическая программа?
3. Как проявляется реакция растений на соотношение дня и ночи (фотопериодизм)?
4. Как действует фитохромная система?
5. Какие основные положения гормональной и молекулярной теорий развития растений?
6. Какова роль каротиноидов и фермента липоксигеназы в клетках андротеция и гинецея в процессе плодообразования?
7. Что такое тотипотентность?
8. В чем заключается двойная генетическая детерминация синтеза белков-ферментов (по Жакобу и Моно)?
9. Как влияют фитогормоны и ингибиторы на процесс плодоношения?
10. Как можно вызвать образование бессемянных плодов (партенокарпию)?
11. В чем проявляется комплементарность генеративных элементов у растений?
12. Какое влияние оказывает свет на процесс плодоношения?
13. Как влияют макро- и микроэлементы на опыление, оплодотворение и плодоношение?

---

## **СОЗРЕВАНИЕ СЕМЯН, ПЛОДОВ И ДРУГИХ ПРОДУКТОВЫХ ЧАСТЕЙ РАСТЕНИЙ**

Процесс созревания характеризуется как внешними — морфологическими, так и глубоковнутренними — физиолого-биохимическими изменениями и превращениями в растительном организме.

### **СОЗРЕВАНИЕ ЗЕРНОВЫХ ЗЛАКОВ И БОБОВЫХ КУЛЬТУР**

Во время созревания злаков в их зерновках уменьшается количество воды и возрастает содержание сухих веществ. На разных этапах спелости — молочная, восковая и полная — воды в зерновках содержится соответственно 50—65, 25—40 и 13—15 %. При созревании происходит отток пластических веществ из стеблей и листьев, в зерновках увеличиваются количество углеводов, белков, пентозанов и общая масса сухого вещества. Созревание зерновок сопровождается также существенными изменениями в нуклеиновом обмене.

У растений пшеницы с момента выхода их в трубку начинают неуклонное уменьшение содержания органического азота в вегетативных частях и отток его к интенсивно развивающимся колосьям. По мере созревания колоса в листьях и соломе снижается абсолютное содержание клетчатки, гемицеллюлозы и лигнина, которые используются на синтез крахмала и гемицеллюлозы зерна. Этот процесс называется раздревеснением. Таким образом, накопление крахмала и гемицеллюлоз в созревающих семенах происходят не только за счет сахаров, образующихся в листьях в процессе фотосинтеза, но и за счет растворимых углеводов, которые синтезируются из клетчатки и гемицеллюлоз, содержащихся в клеточных оболочках листьев и соломы. Следовательно, увеличение общего урожая зерна сопровождается постепенным уменьшением доли листьев и стеблей в нем (табл. 26).

При нормальных условиях созревания в начале формирования зерна синтезируются в основном белки, в то время как синтез крахмала протекает сравнительно медленно. Замечено, что в щуплом, недозревшем зерне относительное содержание белков превышает содержание крахмала по сравнению с зерном в фазе



26. Роль элементов ассимиляционного потенциала растения в формировании урожая (по Э. Нальборчик)

Культура	Доля ассимилятов в наливье зерна, %		
	листья	стебли	колос (метелка)
Пшеница	50—60	25—35	12—20
Рожь	15—25	55—80	15—20
Овес, ячмень	25—35	15—25	40—50

полной спелости. Обычно в фазе молочной — начале восковой спелости происходит усиленный приток углеводов и повышается интенсивность синтеза крахмала в зерне. Поэтому соотношение  $\frac{C}{N}$  у злаковых культур увеличивается.

При созревании зерна наблюдаются качественные изменения в белковом комплексе: уменьшается количество водо- и сола-растворимых фракций белков и возрастает содержание спирто- и щелочерастворимых фракций; белок становится более устойчивым к действию протеолитических ферментов; содержание активаторов протеолиза (йодредуцирующих веществ) уменьшается; качество клейковины пшеницы, ржи, ячменя улучшается.

По мере созревания в зерне уменьшается содержание моносахаридов и сахарозы и увеличивается количество крахмала. Если в начале формирования зерна сахара составляют примерно 15—20% массы сухого вещества, то к периоду восковой и полной спелости зерна количество растворимых углеводов снижается до 2—3%. При созревании зерна уменьшается количество золы, изменяются ее качественный состав, соотношение между отдельными зольными элементами: увеличивается относительное количество фосфора, а калия, кальция и магния уменьшается. В период созревания зерна происходят также изменения в витаминном комплексе. Витамины, синтезируемые в листьях, перемещаются в зерно. Количество витаминов  $B_1$  и  $B_2$  возрастает в 1,5—2 раза, в то время как содержание каротина (провитамин А) уменьшается. Резко снижается содержание витамина С, а в зерне полной спелости его нет.

Параллельно с процессом перегруппировки веществ между отдельными частями растения происходят и морфологические изменения — изумрудно-зеленая окраска растения постепенно изменяется: сначала становится серой, потом начинает желтеть и наконец переходит в золотисто-желтую.

Основной процесс в созревающих семенах зерновых бобовых культур — синтез белков, крахмала, клетчатки. Исключение составляет соя, у которой в семенах образуется много жира

и очень мало крахмала. Изучение соотношения  $\frac{C}{N}$  показало, что у всех бобовых оно при созревании почти не меняется. Это связано с особенностями обмена веществ указанных растений (лучшая обеспеченность азотом и способность синтезировать большее количество белков). Бобовые накапливают значительно меньше крахмала и других углеводов, чем злаковые.

В семенах однодольных и двудольных растений, в эндосперме и семядолях непрерывно повышается абсолютное и относительное содержание белков, полисахаридов, запасных жиров: семена теряют воду, гидрофильность коллоидов уменьшается. Одновременно с уменьшением влажности семян при созревании увеличивается их абсолютная масса в 2,5—3 раза по сравнению с восковой спелостью. Ярко выраженная при созревании направленность обмена веществ в тканях семени обуславливается действием ферментов: они находятся в основном в связанном состоянии и действуют синтетически. Высокое содержание белковых веществ у гладкозерного гороха объясняется синтетической активностью протеиназ, которая значительно выше, чем у гороха с морщинистым зерном, вследствие чего в нем накапливается меньше белковых веществ.

В практике сельского хозяйства широко применяют раздельный способ уборки зерновых хлебов, который заключается в том, что растения скашивают в недозревшем состоянии и оставляют в валках; через несколько дней комбайн с подборщиком собирает валки и обмолачивает их. В скошенных растениях (в валках) питательные вещества передвигаются из листьев и стеблей в семена, в результате чего зерно созревает. Раздельный способ уборки экономически эффективнее: уменьшается потеря, повышается качество зерна. Обработка посевов зерновых в период восковой спелости раствором азотнокислого аммония ускоряет созревание на 5—7 дней.

### **СОЗРЕВАНИЕ СЕМЯН МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР**

При созревании семян масличных культур преобладают процессы синтеза жира и белков. Биосинтез жира начинается сразу же после оплодотворения и длится до полного созревания семян. Однако в первые 10—15 дней после цветения (подсолнечник, лен) этот процесс протекает крайне медленно. В начальный период созревания в семенах наблюдается высокое содержание полисахаридов, растворимых углеводов и белка. Количество жира сравнительно незначительно. Когда прекращается рост тканей семени, синтез белка уменьшается и начинается усиленное превращение углеводов в жиры. Накопление жира в семенах в этот период сопровождается интенсивной убылью подвижных углеводов. У семян клещевины это наблю-

дается лишь через 3—4 нед после цветения (рис. 83).

По мере созревания семян наряду с изменением общего содержания жиров меняется и их качественный состав. Масло из незрелых семян содержит больше свободных и насыщенных жирных кислот, чем масло из созревших семян. Так, в масле из семян подсолнечника количество насыщенных жирных кислот при созревании уменьшилось с 84,6 до 6,7%. При этом увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот, особенно линоленовой (с тремя двойными связями в молекуле). При созревании семян льна количество линоленовой кислоты в масле возрастает почти в 2 раза. Следовательно, по мере созревания семян качество масла повышается.

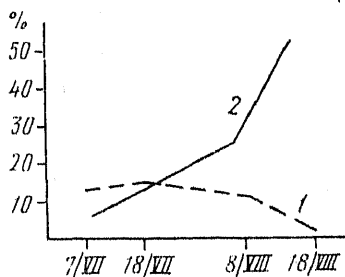


Рис. 83. Изменение содержания сахаров (1) и жиров (2) в процессе созревания семян клеверов.

## СОЗРЕВАНИЕ КЛУБНЕПЛОДОВ И КОРНЕПЛОДОВ

Созревание таких частей растения, как клубни и корни, имеет особенности. Так, клубнеобразование у большинства сортов картофеля начинается в период бутонизации. Во время созревания клубней в основном наблюдается синтез крахмала и белков. В начальный период клубнеобразования интенсивность синтеза крахмала незначительна. Сахара, поступающие из надземных органов, остаются в большинстве клубней в свободном состоянии. Так, в молодых клубнях соотношение  $\frac{\text{крахмал}}{\text{сахар}} = 10$ ,

тогда как во время интенсивного клубнеобразования в начале отмирания листьев оно достигает 50—60 и более.

В летний период (июль — август) содержание крахмала в клубнях за декаду может увеличиваться на 3—4%, т.е. прирост его за сутки составляет 0,3—0,4%. Суточный прирост массы клубней картофеля на гнездо равен 30—40 г, крахмала — до 6 г. Отток пластических веществ к клубням происходит до полного отмирания листьев и стеблей (табл. 27).

Установлено, что у большинства сортов картофеля максимальное содержание крахмала наступает раньше, чем заканчивается период вегетации. Дальнейшее нахождение клубней на растении нежелательно, так как приводит к снижению содержания в них сухих веществ и крахмала. Уменьшение количества крахмала в клубнях в конце физиологического созревания объясняется расходом его на дыхание, так как отсутствует приток к ним сахаров.

27. Динамика содержания углеводов и белков в клубнях картофеля сорта Лорх при их созревании (по Б. П. Плешкову)

Срок определения	Крах- мал, %	Сахар, %	Соотношение крахмал сахар	Белок, %
28 июля	8,0	1,33	6,0	0,85
13 августа	10,6	0,73	14,7	0,98
25 »	15,4	0,34	45,2	0,97
8 сентября	14,2	0,23	61,5	1,16

У очень поздних сортов картофеля процессы накопления сухих веществ и крахмала в клубнях продолжаются до конца вегетации. Уборку таких сортов необходимо проводить в наиболее поздние сроки. В период максимального содержания сухих веществ и крахмала в клубнях растения имеют примерно 80% засохших листьев. Поэтому сроки уборки картофеля должны определяться не полным засыханием ботвы, а максимальным количеством сухих веществ в клубнях, что коррелирует с содержанием в них крахмала. Длительное пребывание зрелых клубней на растениях приводит не только к уменьшению количества в них сухих веществ и крахмала, но и витамина С.

Наиболее высоким содержанием крахмала в клубнях характеризуются поздние сорта картофеля. Различие в содержании крахмала у разных сортов наблюдается не только в период уборки, но и на протяжении всей вегетации растений. Исследования А. С. Вечера и М. Н. Гончарика показали, что у ранних, среднеранних и среднеспелых сортов картофеля ко времени созревания клубней среди сахаров преобладает сахароза. У поздних же сортов величина отношения сахарозы к редуцирующим сахарам изменяется в сторону последних.

В клубнях картофеля при их созревании меняется соотношение активности  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы и фосфорилазы. Исследования, проведенные на кафедре физиологии и биохимии растений Украинской сельскохозяйственной академии, показали, что по мере созревания клубней происходит снижение активности  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы, а также фосфоролитической активности фермента фосфорилазы, особенно в период интенсивного клубнеобразования. Молодые клубни характеризуются более высокой активностью  $\alpha$ -амилазы по сравнению с  $\beta$ -амилазой. Однако по мере созревания клубней активность  $\beta$ -амилазы становится выше активности  $\alpha$ -амилазы. Созревшие клубни содержат в активной форме лишь  $\beta$ -амилазу (А. Н. Петрова и Т. Т. Болотина). Доказано, что  $\alpha$ -амилаза активизируется в клубнях при их прорастании.

Одновременно с биосинтезом крахмала наблюдается и накопление белков. Однако биосинтез их осуществляется медлен-

нее, чем крахмала. В молодых клубнях белков меньше, чем в зрелых. Однако в связи с тем что на первых этапах созревания клубней биосинтез крахмала замедленный, соотношение крахмал:белок ниже, чем в зрелых клубнях. Исследования (И. Г. Вывалько и др.) с применением метода меченых атомов показали, что аминокислоты (аланин, глицин, тирозин) наряду с глюкозой и пируватом могут служить исходными веществами для биосинтеза крахмала в клубнях картофеля. Предварительно эти аминокислоты участвуют в реакциях дезаминирования и превращения в молекулы гексоз.

Накопление белков, как и накопление крахмала, зависит от сорта картофеля. У ранних сортов картофеля, по данным А. С. Вечера и М. Н. Гончарника, наибольшее количество белкового азота наблюдалось на 90—100-й день после посадки, т. е. в период максимального накопления сухих веществ в клубнях. В дальнейшем происходило некоторое снижение содержания белков. У позднеспелых сортов наибольшее количество белкового азота отмечалось на 120—130-й день после посадки. Как правило, поздние сорта картофеля характеризуются более высоким содержанием растворимого в клеточном соке белка и белкового азота в клубнях по сравнению с ранними, среднеранними и среднеспелыми сортами. По мере созревания клубней количество небелкового азота возрастает. Чем сорт более раннеспелый, тем интенсивнее идет накопление небелкового азота в клубнях. Поэтому запаздывание с уборкой ранних сортов картофеля, предназначенных для пищевых целей, недопустимо, так как приводит к уменьшению содержания белка и ухудшению качества клубней.

В клубнях картофеля синтезируется небольшое количество жиров и липидов — 0,10—0,15% массы сырого вещества. Хотя количество жира в картофеле невелико, он имеет большое значение, повышая пищевую и кормовую ценность этой культуры. Доказано, что более 50% жирных кислот картофеля составляют ненасыщенные жирные кислоты. Клубни картофеля имеют кислую реакцию (рН сока 5,6—6,2), что связано с содержанием значительного количества органических кислот. Среди них преобладает лимонная кислота — 0,4—0,8% сырой массы клубней. Наибольшее количество лимонной кислоты (1%) характерно для свежесобранных клубней. При переработке на крахмал из 1 т картофеля можно получить 1 кг лимонной кислоты.

В зрелых клубнях содержится в среднем следующее количество витаминов, мг% на массу сырого вещества: С—10—12, РР—0,4—2, В<sub>6</sub>—0,9, В<sub>1</sub>—0,05—2, В<sub>2</sub>—0,1—0,2, каротин — до 0,05. При формировании клубней наблюдается интенсивный синтез витамина С, что связывают с превращением гексоз и соответствующих уроновых кислот (В. Л. Кретович). Максимальное содержание витамина С отмечается в клубнях в период наибо-

лее интенсивного роста, к моменту наступления физиологической зрелости клубней оно уменьшается.

Условия выращивания — питания и водоснабжения — в значительной мере влияют на химический состав клубней картофеля. Бесхлорные калийные удобрения способствуют биосинтезу крахмала. Картофель очень чувствителен к наличию хлора в почве. Вносимый в почву в виде хлористого калия, он вызывает глубокие изменения в обмене веществ растений картофеля, в результате чего снижается урожай и ухудшаются вкусовые и кулинарные качества клубней. Хлоридные формы удобрений повышают интенсивность потемнения сырых и вареных клубней. Потемнение мякоти сырых клубней картофеля связывают с ферментативным окислением фенольных соединений (главным образом тирозина) при участии дифенолоксидаз. Эти формы удобрений увеличивают концентрацию хлорогеновой кислоты в клубнях. Почернение мякоти клубней после варки обусловливается образованием комплекса иона трехвалентного железа и ортодигидрофенола. Лимонная кислота образует с железом бесцветный комплекс, ослабляя степень почернения клубней. Увеличение содержания калия в клубнях при внесении сульфатных форм удобрений стимулирует биосинтез и накопление лимонной кислоты, в результате потемнение клубней при варке уменьшается. Исследования Р. Холидея показали, что недостаток не только калия, но и фосфора и кальция усиливает почернение картофеля при варке. Склонность к нему возрастает при высоком содержании железа в почве.

По данным Д. Н. Прянишникова, при внесении под картофель сульфата калия в клубнях накапливается 20% крахмала, а при использовании калийной соли — 17%. Применение азотных удобрений повышает содержание крахмала и белков в клубнях. Например, при внесении под картофель (сорт Приекульский ранний) различных доз азотных удобрений содержание белков в клубнях изменялось следующим образом, %: без удобрений — 1,  $P_{60}K_{90}$  — 0,95,  $N_{60}P_{60}K_{90}$  — 1,61,  $N_{150}P_{60}K_{90}$  — 1,7.

В корнеплодах сахарной свеклы основной составной частью является сахароза — в среднем 16—20%; на воду приходится 75—80%. В них содержатся также дисахарид мальтоза (1—2%), трисахарид рафиноза, моносахариды глюкоза и фруктоза (до 1%). В состав корнеплодов входят пектиновые вещества в виде водонерастворимого протопектина, содержание которого равно 1,5—2,5%.

Общее количество азотистых веществ в корнеплодах составляет 0,15—0,25%, в основном они состоят из белков и свободных аминокислот. В корнеплодах физиологически зрелой сахарной свеклы содержится 0,006—0,1% крахмала, 3—5% органических кислот (щавелевая, лимонная, яблочная, винная, янтарная и др.), около 1% клетчатки. В молодых корнеплодах, где про-

исходит интенсивное новообразование клеток, много азотистых веществ, моносахаридов и воды. Динамику накопления сахарозы можно характеризовать следующими данными, %: июнь — 6, июль — 12, сентябрь — 17, октябрь — 18—20.

Кроме того, в корнеплодах накапливаются вещества, составляющие так называемый «вредный азот», который при производстве сахара препятствует его кристаллизации. Указанный азот состоит из холина, который образуется в результате ферментативного метилирования аминокетилевого спирта; бетанина, синтезируемого в процессе метилирования азота гликокола; аспарагина и глутамина. Бетанина —  $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2\cdot\text{COO}^-$  — в корнеплодах содержится 0,6%, а в старых листьях — до 3% (на сухое вещество).

Изучение ферментативной активности сахарной свеклы показало, что на ранних этапах развития активна инвертаза. По мере роста корешков активность этого фермента падает и к 45-му дню вообще не обнаруживается. Она компенсируется активностью фермента сахарозосинтетазы. Существует мнение (О. А. Павлинова), что инвертаза проявляет активность до тех пор, пока корень функционирует как орган поглощения воды и минеральных веществ, но не как корнеплод — орган запаса сахарозы.

Реакции расщепления сахарозы с участием сахарозосинтетазы и сахарозофосфатсинтетазы в энергетическом отношении более эффективны, чем гидролиз сахарозы под действием инвертазы, так как в первом случае образуется активированная форма глюкозы — УДФГ — прямой предшественник целлюлозы, после ее превращения в другие нуклеозиддифосфатсахара участвует в синтезе гемицеллюлоз и пектиновых веществ корнеплода. Условия выращивания оказывают большое влияние на активность и направленность действия сахарозосинтетазы. Так, высокие дозы азота в сочетании с увлажнением усиливают активность этого фермента в сторону расщепления сахарозы, способствуют усилению ростовых процессов.

## ОСОБЕННОСТИ СОЗРЕВАНИЯ СОЧНЫХ ПЛОДОВ

Процесс созревания сочных плодов, которые имеют мясистую ткань околоплодника, или перикарпия, сопровождается изменением физических и химических свойств ткани, консистенции мякоти, вкуса, появлением специфического аромата, окраски и т. д. По мере приближения к состоянию полной зрелости в яблоках, плодах citrusовых, томата возрастает количество сахаров и значительно уменьшается содержание органических кислот. В соответствии с этим величина сахарокислотного коэффициента при созревании плодов увеличивается. Что касается динамики сахаров в перикарпии, то она в плодах различных ви-

дов растений может быть неодинаковой. Так, у томата содержание сахаров повышается за счет моноз при почти полной неизменности количества сахарозы. В плодах дыни при созревании содержание сахарозы возрастает, а количество моноз и содержание крахмала уменьшаются, плод становится мягким и более ароматным. Твердость плода зависит также от количества пектиновых и дубильных веществ в нем. В зеленых плодах томата на нерастворимую фракцию пектиновых веществ приходится  $\frac{2}{3}$  общего количества пектина, в зрелых плодах пектина и протопектина содержится лишь 4%, остальная часть пектиновых веществ или превращается в другие соединения, или переходит в растворимые фракции.

Отмеченные изменения содержания пектиновых веществ указывают на то, что продукты гидролиза пектина используются в общем обмене веществ. При созревании перикарпия плодов происходят значительные изменения активности различных ферментов и накопление пигментов. Так, в помидорах появляется ликопин, абрикосах — каротин. В период созревания большинство плодов приобретает характерный аромат, что обусловлено присутствием сложных эфиров, синтез которых проходит с использованием большого количества кислорода; в созревающих плодах накапливается витамин С, биосинтез которого возможен также при достаточном доступе кислорода.

Процессы осахаривания крахмала и окисления дубильных веществ и органических кислот, медленно происходящие при естественном дозревании, можно ускорить искусственно. Для этого зеленые плоды citrusовых, томата, хурмы и другие обрабатывают газообразным этиленом в течение 2—3 сут в плотно закрытых камерах из расчета 1 объем газа на 1000 объемов воздуха; дозревание лучше проходит при 18—20 °С и относительной влажности воздуха 70—85%.

Действие этилена заключается в увеличении проницаемости цитоплазмы, что облегчает доступ кислорода внутрь клетки и усиливает окислительные процессы, способствующие исчезновению дубильных веществ и органических кислот. Под влиянием этилена активизируется деятельность ферментов, что ускоряет гидролиз крахмала, пектиновых веществ и размягчение плодов. Исследования Ю. В. Ракитина показали, что этилен образуется в результате анаэробных процессов в тканях созревающих плодов и выделяется наружу. Он может быть использован для искусственного дозревания зеленых плодов. С этой целью недозревшие и зеленые плоды citrusовых или томата помещают в закрытый сосуд вместе с созревшими яблоками. Выделяемый яблоками этилен ускоряет дозревание этих плодов.

К наиболее общим биологическим признакам, характеризующим созревание плодов, относятся появление в их тканях этилена и повышение интенсивности дыхания, что известно под назва-



нием климактерического подъема. При вызревании плодов газообмен смещается к анаэробному дыханию — в них возрастает количество спирта, ацетальдегида, этилена. По данным Ю. В. Ракитина, содержание этих веществ в зеленых плодах томата соответственно составляло, мг%: 10, 0,1 и 0,002, в розовых — 34,3, 0,3 и 0,25, в красных плодах содержание спирта увеличилось до 41 мг%, а этилена уменьшилось почти вдвое.

Показатель сладости сочных плодов и овощей обуславливается содержанием в них сахаров, кислот, эфирных масел, гликозидов и определяется сахарокислотным коэффициентом, т. е. отношением сахаров к кислотам (в %).

### **ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ КАЧЕСТВА УРОЖАЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ**

Современная биохимия располагает значительным материалом, который иллюстрирует огромное влияние условий внешней среды на обмен веществ и химический состав органов растений. Так, при продвижении культуры пшеницы с востока на запад и с юга на север содержание белка в зерне значительно снижается. Например, на юго-востоке страны содержание белка в зерне пшеницы составляет свыше 20%, в Нечерноземной зоне — 14—16%.

Известным селекционером Н. В. Цициным созданы такие многолетние и отрастающие виды пшеницы, у которых в условиях, например, Московской области содержание белка в зерне составляет 22—25%, т. е. столько же, сколько в зерне многих зерновых бобовых культур.

Растение юган (*Prangos pabularia*) из семейства Сельдереиные, растущее в альпийской зоне Таджикской ССР, является прекрасным кормом, но то же растение в условиях долин Таджикистана накапливает значительное количество ядовитых веществ, вследствие чего оно становится непригодным для скармливания животным. Аналогичный факт отмечал в свое время Ч. Дарвин: болиголов (*Conium maculatum*), в котором обычно имеется ядовитый алкалоид конииин, не содержит его, если растет в горах.

Под влиянием изменений условий внешней среды происходят глубокие качественные изменения в составе веществ, образующихся в растениях. Так, растения при выращивании их на севере или в горах дают масло, содержащее значительно больше ненасыщенных жирных кислот, чем эти же растения на юге или в долинах. В Средней Азии ясенец (*Dictamnus fraxinella*) выделяет большое количество эфирного масла и при прикосновении к нему вызывает ожоги кожи. Выделение эфирных масел

бывает настолько интенсивным, что если возле растения развести костер, то может произойти их воспламенение. Под Москвой это растение безопасно и используется как декоративное.

Обмен веществ включает множество отдельных химических реакций, которые происходят в организме и являются основой процессов ассимиляции и диссимиляции. Все эти реакции тесно взаимосвязаны. Глубокие сдвиги, которые происходят в обмене веществ, а следовательно, и в химическом составе растительных организмов под влиянием условий внешней среды, обусловлены соответствующими изменениями в ферментных системах. Накоплено много экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что в процессе жизнедеятельности и под влиянием изменяющихся условий ферменты образуются, трансформируются, а также утрачивают свои каталитические свойства.

В процессе развития растения и взаимодействия его со средой может легко изменяться и способность ткани к адсорбции ферментов. В растении, развивающемся нормально, происходит постоянное перераспределение ферментов между раствором и структурными образованиями клетки. Этим достигается координирующее действие цитоплазмы на ферментативные процессы, которые в своей совокупности создают тот или иной тип обмена веществ. Поэтому разного рода воздействия, которые испытывают растения, обычно влияют на имеющиеся в них ферменты, на биологическую среду растительной клетки, в которой эти ферменты содержатся, и уже потом приводят к усилению или ослаблению тех или иных процессов.

У овощных культур (лук, капуста, морковь) можно наблюдать определенную связь между скороспелостью и направленностью действия инвертазы. Скороспелые сорта обладают более высокой интенсивностью гидролиза, тогда как у позднеспелых преобладает синтез. Поэтому у позднеспелых сортов содержание сахарозы по сравнению с моносахаридами повышенное, а у скороспелых — пониженное. У сахаристых сортов сахарной свеклы синтетическая активность сахарозы, или инвертазы, также выше, чем у несакхаристых.

Закономерности изменчивости химического состава сельскохозяйственных растений под влиянием климатических, почвенных факторов и условий питания широко используются при районировании сельскохозяйственных культур, имеют большое практическое значение. Так, процентное содержание масла в семенах льна при культуре его в разных регионах почти одинаково, однако значительно меняется его химический состав. Лен, выращиваемый на севере, дает хорошо высыхающее масло. Это обуславливается высоким содержанием в нем ненасыщенных жирных кислот. На юге тот же сорт льна имеет столько же масла в семенах, как и на севере, но оно характеризуется меньшим содержанием ненасыщенных жирных кислот и поэтому

плохо высыхает. Для характеристики качества масла используется йодное число. Масло из семян льна, выросшего под Ленинградом, имеет йодное число 190, под Москвой — 182, под Ташкентом — 158. Чем выше йодное число, тем лучше качество масла.

Агротехнические приемы играют важную роль в изменении обмена веществ у культурных растений. Так, изменение обмена веществ у плодовых растений, вызванное внесением в почву фосфорных удобрений, приводит к раннему созреванию плодов; тогда как внесение азотных удобрений замедляет этот процесс; фосфорные удобрения способствуют увеличению маслянистости семян всех основных масличных культур, а также повышению сахаристости корнеплодов сахарной свеклы, что связано с глубокими изменениями в ферментной системе растения. На обмен веществ и формирование хозяйственно ценных признаков большое влияние оказывают сроки применения удобрений. Например, азот, внесенный в начале вегетации, способствует росту вегетативных органов, развитию листовой поверхности, а используемый в виде подкормки во второй половине вегетации задерживает созревание. Действенным приемом направленного изменения обмена веществ и повышения продуктивности растений является орошение, с которым связаны транспирация, а через нее — фотосинтез.

Таким образом, соответствующими агротехническими приемами можно не только максимально выявить ценные свойства сельскохозяйственных культур, но и вызвать необходимые изменения в обмене веществ.

Изменчивость химического состава растений непосредственно связана с проблемой акклиматизации, имеющей большое научное и практическое значение: географическое размещение культурных растений, продвижение их в новые районы, интродукция (введение новых растений в культуру) и т. д.

Следует также указать на большое значение пластичности обмена веществ растительного организма. Так, сахарная свекла имеет довольно широкую температурную амплитуду, при которой она сохраняет высокую продуктивность. В нашей стране ее возделывают на Украине, в Казахстане, Киргизии, Башкирии, на Алтае, в Черноземной зоне РСФСР. Это обусловливается большой пластичностью ферментного аппарата и обмена веществ у данной культуры. Способность растений давать высокие урожаи в различных районах связана с филогенезом. В пластичности сахарной свеклы отражен исторический путь формирования этого вида.

Таким образом, обмен веществ способен глубоко изменяться под влиянием окружающей среды. К решающим внешним факторам, определяющим интенсивность процесса обмена и обуславливающим качественную и количественную изменчивость

химического состава растительных организмов, относятся влажность, температура, удобрения, приемы возделывания.

Согласно многочисленным данным, все виды удобрений, как органических, так и минеральных, существенно влияют на урожай и его качество, на химический состав растений, повышая содержание белков, углеводов и ряда других веществ. Так, под влиянием минеральных удобрений увеличивается содержание масла в семенах клещевины. При продвижении культуры горчицы белой с севера на юг (от Котласа до Харькова) масличность семян снижается вдвое. Условия среды оказывают большое влияние на образование белков, алкалоидов, витаминов и других соединений. По данным А. А. Шмука, содержание никотина в махорке колеблется в пределах 1,5—8%. В. Н. Букин показал, что содержание витамина С у дикого шиповника резко изменяется в зависимости от условий произрастания.

При завядании растительных тканей значительно ухудшаются условия образования органических веществ и активизируются ферментативные процессы гидролиза, распада. Такие изменения углеводного и белкового обменов приводят к изменениям биологических функций организма. При ферментативном распаде крупномолекулярных органических соединений значительно повышается осмотическое давление в клетках, которое задерживает фотосинтетическую деятельность. У засухоустойчивых растений такое нарушение процесса обмена при водном дефиците незначительно, а у неустойчивых к засухе форм гидролиз крупномолекулярных веществ может происходить до конца, вследствие чего резко повышается осмотическое давление, которое при недостаточном водоснабжении может привести к гибели растения.

В разные периоды онтогенеза растения неодинаково реагируют на факторы внешней среды. Периоды, в которые наиболее резко проявляется отклонение от оптимального соотношения условий внешней среды, когда один из факторов находится в минимуме, что отрицательно сказывается на росте, развитии и продуктивности растений, называют критическими. Обычно они непродолжительны. К таким факторам относятся недостаточная обеспеченность влагой, элементами минерального питания, неблагоприятные температурный и световой режимы и т. д. Для большинства монокарпических растений весьма чувствителен репродуктивный период.

Знание критических периодов в жизни растений по отношению к отдельным факторам внешней среды очень важно для разработки рациональной технологии возделывания сельскохозяйственных культур.

## Вопросы для самоконтроля

1. Как взаимодействуют вегетативные и репродуктивные органы в процессе формирования зерновки злаковых культур?
2. Каковы особенности превращения веществ при созревании семян масличных культур?
3. Каковы особенности созревания и превращения веществ в сочных плодах?
4. Какие существуют способы ускорения созревания плодов?
5. Какие установлены закономерности химической изменчивости сельскохозяйственных растений под влиянием климатических, почвенных факторов и условий питания?
6. Как образуется этилен в растениях и каков спектр его биологического действия?
7. Из каких компонентов состоит «вредный азот» в корнеплодах сахарной свеклы? Почему он «вредный»?
8. Какие периоды в жизни растений называются критическими?
9. Какое влияние оказывают условия выращивания сахарной свеклы на активность и направленность действия сахаросинтазы?
10. Что обуславливает потемнение мякоти сырых и вареных клубней картофеля?

---

## **ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К УСЛОВИЯМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

Распространение растений в природе определяется их наследственностью. Так, теплолюбивые растения и растения короткого дня характерны для южных широт, менее теплолюбивые и растения длинного дня — для северных. В пределах одного географического района наследственные особенности растений определяют их топографическое размещение: влаголюбивые произрастают ближе к водоемам, теневыносливые — под пологом леса и т. д. Вместе с тем наследственность растительных организмов является результатом влияния на них определенных условий внешней среды. Влаголюбие и теневыносливость, жароустойчивость, холодоустойчивость и другие экологические особенности растений возникли и сформировались в процессе эволюции вследствие длительного действия тех или иных факторов.

Большое значение имеют и внешние условия, в которых происходит развитие (онтогенез) индивидуума. На растительные организмы в течение жизни влияют неблагоприятные факторы: низкие и высокие температуры, засуха, чрезмерная инсоляция, избыток воды и солей в почве и т. д. Растения проявляют устойчивость к ним как результат приспособления к условиям существования, сложившимся исторически.

Познание природы устойчивости растений очень важно как с теоретической, так и с практической точек зрения. На протяжении многих лет в этой области физиологии растений господствовали взгляды, что каждый из видов устойчивости определяется каким-либо отдельным анатомо-морфологическим или химическим признаком, сложившимся вне влияния условий, в которых формировалась наследственность растительных организмов. Однако еще К. А. Тимирязев отмечал, что фактором, вызывающим у растений защитные приспособления, являются условия существования. Для дальнейшего изучения природы устойчивости растений большое значение имеет глубокое познание их индивидуального развития.

### **ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ**

**Жароустойчивость** — способность растений выносить перегрев. Обычно при температуре 40 °С и выше нормальные физиологические функции растения угнетаются, что вызывает отмира-

ние клеток. Высокие температуры разрушают белково-липидный комплекс плазмалеммы протопласта, что приводит к потере осмотических свойств клетки. Но имеются виды, которые переносят довольно высокие температуры.

Из цветковых растений наиболее жароустойчивы суккуленты, некоторые кактусы и др. Представители семейства Толстянковые могут выдерживать нагревание солнечными лучами до 55—65 °С. Из культурных растений жароустойчивостью обладают теплолюбивые растения южных широт — сорго, рис, хлопчатник, клещевина. Наиболее жароустойчивы некоторые сине-зеленые водоросли и бактерии, живущие в горячих источниках при 70 °С. У термофильных микроорганизмов жароустойчивость обуславливается высоким уровнем обмена веществ и повышенным содержанием РНК в клетках. Белок в комплексе с РНК становится более устойчивым к тепловой коагуляции. Жароустойчивость суккулентов обусловлена повышенной вязкостью цитоплазмы, большим содержанием связанной воды в клетках и пониженным обменом веществ. Многие мезофиты и ксерофиты хорошо переносят высокую температуру благодаря интенсивной транспирации, снижающей температуру листьев. Кроме того, мезофиты обладают повышенной вязкостью цитоплазмы и усиленным синтезом белка, что также усиливает жароустойчивость. В период образования генеративных органов жароустойчивость однолетних и двулетних растений снижается.

**Засухоустойчивость** — способность растений переносить значительное обезвоживание клеток, тканей и органов, а также перегрев. Обезвоживание вызывает нарушение коллоидных и химических свойств цитоплазмы — изменяется степень ее дисперсности и адсорбционная способность. Синтез белка резко падает, так как активируется аденозинтрифосфатаза, разрывающая нити информационной РНК, полисомы распадаются на рибосомы и субъединицы. Водный дефицит нарушает метаболизм, замедляет или останавливает рост растений, снижает их продуктивность. К наиболее засухоустойчивым растениям относятся ксерофиты и мезофиты, произрастающие в сухом и жарком климате.

Засухоустойчивость, как и жароустойчивость, растений резко снижается с образованием у них генеративных органов. Ф. Д. Сказкин, изучая реакцию растений на недостаточное снабжение их водой, установил, что злаки наиболее чувствительны к влаге в период трубкования — колошение (критический период). Недостаток воды в это время отрицательно сказывается на величине урожая. Начало критического периода относится к появлению материнских клеток пыльцы в археспоральной ткани пыльников, что соответствует периоду, когда зачаточные пыльники в цветках средней части колоса принимают бобовидную форму и начинает образовываться тычиноч-

ная нить. Окончанием критического периода считается завершение процесса оплодотворения.

Следовательно, в критический период формируются репродуктивные органы, происходят цветение и оплодотворение. Он характеризуется напряженностью всех физиологических процессов, направленных на обеспечение оплодотворения — наиболее важного момента в жизни растений (Ф. Д. Сказкин).

**Засуха** — это неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых не обеспечивается потребность растения в воде. Засуха бывает почвенная и атмосферная. Причины почвенной засухи — отсутствие дождя на протяжении длительного времени, испарение с поверхности почвы и транспирация, сильные ветры, что приводит к высушиванию корнеобитаемого слоя почвы. При этом влажность воздуха бывает пониженной. Атмосферная засуха вызывается массами сухого и нагретого воздуха (суховея). При любом виде засухи задерживается рост растений, уменьшается их листовая поверхность, в результате чего снижается урожай.

Влияние почвенной (обезвоживание) и атмосферной (перегрев) засух проявляется многообразно. Под влиянием обезвоживания нарушается синтетическая способность растений, наблюдается распад белков и изменяется коллоидно-химическое состояние цитоплазмы, снижается количество накопленного растением органического вещества в результате задержки роста листьев, уменьшается их активная поверхность. Особенно чувствительны к засухе листья, находящиеся в фазе эмбрионального роста. При подсыхании из листьев исчезает крахмал. Усиленный распад этого полисахарида не сопровождается накоплением гексоз, поскольку они используются в процессе дыхания. При потере воды усиливается распад белковых веществ.

Опыты с растениями тыквы и огурца (В. Н. Жолкевич, Т. Ф. Корецкая) показали, что почвенная засуха вызывает глубокое нарушение фосфорного обмена в корневой системе; это приводит к уменьшению содержания в корнях АТФ, нуклеиновых кислот (РНК и ДНК), белков и увеличению в 7—10 раз количества сахаров, особенно фруктозы и глюкозы. Задержка фосфорилирования сахаров снижает содержание органических кислот (пировиноградной), а также кислот цикла Кребса —  $\alpha$ -кетоглутаровой, янтарной, фумаровой, щавелевоуксусной, яблочной и лимонной, являющихся акцепторами аммиака при синтезе аминокислот. В корнях и пасоке повышается содержание амидов, преимущественно глутамина. Следовательно, одним из симптомов угнетения растений почвенной засухой прежде всего является нарушение энергетического обмена в результате ослабления процесса фосфорилирования, а также задержки синтеза белков. Длительные засухи приводят к резкому снижению урожайности сельскохозяйственных культур.



Таким образом, засухоустойчивость — это способность растений переносить засуху с наименьшим ущербом для себя, а следовательно, с наименьшим снижением урожайности.

К. А. Тимирязев в статье «Борьба растений с засухой» подчеркивал автоматичность действия ряда механизмов, выработанных растением для защиты от засухи. Так, при недостатке влаги устьица автоматически закрываются, что уменьшает транспирацию.

В течение длительного времени изучение водного режима растений во время засухи ограничивалось лишь исследованием процесса испарения, или транспирации. Общепринятой была точка зрения немецкого физиолога А. Шимпера, который утверждал, что между засухоустойчивостью и интенсивностью транспирации существует определенная зависимость: чем ниже транспирация, тем выше засухоустойчивость. Такой взгляд на засухоустойчивость существовал длительное время.

Однако, как отмечал Н. А. Максимов, критерий А. Шимпера (низкая транспирация) применим только к одной группе ксерофитов — к суккулентам, и один из основных признаков засухоустойчивости — это способность растений переносить временное завядание. Он обосновал свои взгляды наблюдениями, в результате которых выяснилось, что верхние листья в меньшей мере страдают от засухи, поскольку они оттягивают воду из нижних листьев, дольше сохраняют способность к синтезу. Верхние листья становятся центром притяжения питательных веществ, которые они отсасывают из нижних листьев, где преобладают процессы гидролиза и накапливается много растворимых соединений. Поэтому во время засухи первыми засыхают нижние листья. Верхние листья могут оттягивать воду и питательные вещества не только из нижних, более старых листьев, но и из развивающихся органов плодоношения. В критический период образования репродуктивных органов засуха приводит к гибели семенных зачатков или к недоразвитию андроея (тычиночного аппарата) и пустоколосице, а позже к образованию зерна, недостаточно заполненного питательными веществами. Под действием сухих потоков воздуха прекращаются процессы синтеза в органах плодоношения, питательные вещества не поступают в зерно и оно становится щуплым.

Как показали исследования Н. М. Сисакяна, при обезвоживании растительных тканей изменяется направленность действия ферментов в сторону гидролиза и приостанавливаются синтетические процессы и рост. Ростовые процессы задерживаются некоторое время даже после возобновления водоснабжения, поскольку восстановление синтетической направленности ферментов происходит не сразу. Различные части растения неодинаково устойчивы к засухе и по-разному на нее реагируют.

Какие же условия усиливают засухоустойчивость растений? Прежде всего недостаточная водообеспеченность. Этому фактору принадлежит решающая роль в филогенетическом формировании засухоустойчивости. Он же является наиболее сильнодействующим в процессе онтогенетического развития растений.

И. В. Мичурин, желая получить засухоустойчивые сорта, выращивал растения в условиях недостаточного водоснабжения. Возможность формирования засухоустойчивости в онтогенезе является основой так называемого закаливания растений.

Засухоустойчивость растений изменяется также под влиянием удобрений: калийные и фосфорные удобрения повышают ее, азотные, особенно в больших дозах, снижают. Заметное повышение засухоустойчивости некоторых сельскохозяйственных культур вызывают удобрения, содержащие микроэлементы (например, цинк и медь).

Установлено, что растения, перенесшие небольшую засуху, повторную выдерживают с меньшими потерями. Однако осуществить искусственное закаливание взрослых растений в производственных условиях трудно. П. А. Генкель предложил подвергать закаливанию наклюнувшиеся семена. Опыт показал, что растения, выросшие из таких семян, приобретают повышенную устойчивость к засухе.

Суть данного метода заключается в том, что семена, которые только наклюнулись, намачивают и подсушивают, затем высевают. В результате повышается засухоустойчивость растений и увеличивается их урожайность. Это объясняется адаптацией ростков семян, а затем и взрослого растения к частичному обезвоживанию протопласта; в клетках проростков повышаются гидрофильность коллоидов, осмотический потенциал, количество связанной воды, интенсивность обмена веществ, фотосинтеза, активность ферментов. Закаливание, по П. А. Генкелю, воздействует на направленность биохимических процессов и приводит к повышению засухоустойчивости растений.

Закаленные растения приобретают анатомо-морфологическую структуру, свойственную засухоустойчивым растениям, и имеют более развитую корневую систему. Исследования митохондрий проростков кукурузы в возрасте 4, 8 и 11 дней показали, что окислительное фосфорилирование выше у закаленных растений, чем у не прошедших закаливание. Это свидетельствует о большей продуктивности дыхания закаленных растений, о взаимосвязи окисления и фосфорилирования. При действии на растения высокой температуры (45 °C) и суховея происходят, по-видимому, глубокие структурные изменения митохондрий, повреждение или ингибирование ферментов фосфорилирующего механизма. В результате осуществляется лишь нефосфорилирующее окисление без аккумуляции энергии (И. А. Андреева, М. В. Туркина).

Растворы сахаров (глюкоза, галактоза, сахароза, маннит, лактоза, мальтоза, рафиноза) при инфильтрации в ткани листьев значительно повышают их устойчивость к высоким температурам. Считают, что сахара «консервируют» структуру митохондрии, которая становится нечувствительной к тепловому влиянию, и этим сохраняют функцию митохондрий — процесс дыхания и окислительное фосфорилирование (Ю. Г. Молотковский, И. М. Жесткова).

П. А. Генкель предложил также метод повышения жароустойчивости растений обработкой семян 0,25%-ным раствором хлорида кальция в течение 20 ч.

Засухоустойчивые сорта при значительном водном дефиците отличаются синтетической направленностью работы своих ферментов, тогда как у менее засухоустойчивых преобладает гидролитическая направленность. Засухоустойчивые сорта озимой пшеницы содержат больше связанной воды, которая трудно обменивается во время засухи, имеют повышенную концентрацию клеточного сока в период цветения и налива зерна, обладают высшим порогом коагуляции белков, более интенсивным накоплением сухого вещества зерна, более стойкой к неблагоприятным условиям пигментной системой. Этим и характеризуется физиологическая природа засухоустойчивости растений.

### **ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП РАСТЕНИЙ ПО ИХ ОТНОШЕНИЮ К ВОДНОМУ РЕЖИМУ**

Растения засушливых областей называются ксерофитами (от греч. хегос — сухой). Они способны в процессе индивидуального развития приспосабливаться к атмосферной и почвенной засухе. Характерные признаки ксерофитов — незначительная испаряющая поверхность, а также небольшие размеры надземной части по сравнению с подземной. Это обычно травы или низкорослые кустарники. Их делят на несколько типов. Ниже приведена классификация ксерофитов по П. А. Генкелю.

*Суккуленты* — очень стойкие к перегреву и устойчивые к обезвоживанию растения, во время засухи они не испытывают недостатка воды, так как содержат большое количество ее и медленно расходуют. Корневая система у них разветвлена во все стороны в верхних слоях почвы, благодаря чему в дождливые периоды растения быстро всасывают воду. К этой группе относятся виды кактуса, алоэ, очиток, молодило.

*Эксерофиты* — жаростойкие растения, хорошо переносящие засуху. К ним относятся такие степные растения, как вероника сизая, астра мохнатая, полынь голубая, арбуз колоцинт, верблюжья колючка и др. У этих растений незначительная транспи-

рация, высокое осмотическое давление, цитоплазма отличается высокой эластичностью и вязкостью, корневая система очень разветвлена, основная ее масса размещена в верхнем слое почвы (50—60 см). Они способны сбрасывать листья и даже целые ветви.

*Гемиксерофиты*, или *полуксерофиты*, — растения, которые неспособны переносить обезвоживание и перегрев. Вязкость и эластичность протопласта у них незначительные, транспирация высокая. Эти растения имеют глубокую корневую систему, которая может достигать подпочвенной воды, что обеспечивает бесперебойное снабжение их влагой. К указанной группе относятся шалфей, резак обыкновенный и др.

*Стипаксерофиты* — ковыль, тырса и другие узколистные степные злаки. Они устойчивы к перегреву, хорошо используют влагу кратковременных дождей. Выдерживают лишь кратковременную нехватку воды в почве.

*Пойкилоксерофиты* — растения, не регулирующие своего водного режима. Это в основном лишайники, которые могут высыхать до воздушно-сухого состояния и снова проявлять жизнедеятельность после дождей.

Гигрофиты (от греч. *hugros* — влажный). У растений, относящихся к этой группе, нет приспособлений, ограничивающих расход воды. Для гигрофитов характерны сравнительно большие размеры клеток, тонкостенная оболочка, слабоодревесневшие стенки сосудов, древесных и лубяных волокон, тонкая кутикула и малоутолщенные внешние стенки эпидермиса, большие устьица и незначительное количество их на единицу поверхности, большая листовая пластинка, плохо развитые механические ткани, редкая сеть жилок в листе, большая кутикулярная транспирация, длинный стебель, недостаточно развитая корневая система. По строению они приближаются к теневыносливым растениям, но имеют своеобразную гигроморфную структуру. Незначительный недостаток воды в почве вызывает быстрое завядание гигрофитов. Осмотическое давление клеточного сока у них невысокое. К этой группе относятся манник, багульник, брусника, лох.

По условиям произрастания и особенностям строения к гигрофитам очень близки растения с частично или полностью погруженными в воду или плавающими на ее поверхности листьями, которые называются *гидрофитами*.

*Мезофиты* (от греч. *mesos* — средний, промежуточный). Растения этой экологической группы произрастают в условиях достаточного увлажнения. Осмотическое давление клеточного сока у них 1—1,5 тыс. кПа. Они легко завядают. К мезофитам относятся большинство луговых злаковых и бобовых трав — пырей ползучий, лисохвост луговой, тимopheевка луговая, люцерна синяя и др.; из полевых культур в эту группу входят

пшеница твердая и мягкая, кукуруза, овес, горох, соя, сахарная свекла, конопля, почти все плодовые (за исключением миндаля, винограда), многие овощные культуры (морковь, томат, капуста и др.).

### **ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ И МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ**

Холодоустойчивость — способность растений длительное время переносить низкие положительные температуры (от 1 до 10 °С). Она свойственна растениям умеренной зоны. К холодоустойчивым культурам относятся ячмень, овес, лен, вика и др. Тропические и субтропические растения (незимующие) при температуре немного выше 0 °С повреждаются и отмирают. Степень холодоустойчивости разных растений, а также разных органов одного и того же растения неодинакова.

Основная причина гибели теплолюбивых растений от действия низких положительных температур связана прежде всего с дезорганизацией обмена нуклеиновых кислот и белков, нарушением проницаемости цитоплазмы (повышением ее вязкости), прекращением тока ассимилятов и накоплением токсических веществ в клетке. Холодоустойчивость определяется способностью растений сохранять нормальную структуру цитоплазмы и изменять обмен веществ в период охлаждения и последующего повышения температуры.

Усилению холодоустойчивости растений способствуют внесение калийных удобрений, повышенная влажность воздуха и хорошая освещенность. Эффективным методом повышения устойчивости растений к низким положительным температурам является закаливание прорастающих семян (например, овощных культур) при температуре от 0 до —5 °С по 12 ч в сутки в течение месяца, в остальное время суток проросшие семена выдерживают при 15—20 °С. Повысить холодоустойчивость растений можно также прививкой теплолюбивых растений (например, арбузы, дыни) на холодоустойчивые подвои (тыква).

Путем закаливания прорастающих семян в течение ряда поколений выведены холодоустойчивые сорта томата (И. И. Туманов). Интересны исследования А. В. Благовещенского и В. П. Филатова, показавшие, что в живой ткани растения или животного организма в условиях низкой температуры (около 1 °С) накапливаются особые вещества, названные ими биогенными стимуляторами, обладающие целебными свойствами. Вытяжка из листьев алоэ, выдержанных в течение 25 дней при 2—3 °С, значительно ускоряет деление эмбриональных клеток листа сирени. При обработке семян ячменя такой вытяжкой ускоряется развитие растений, повышается урожайность.

Природа биогенных стимуляторов еще не изучена. Исследования показали, что при неблагоприятных условиях в тканях

растения могут накапливаться вещества, которые в малой концентрации стимулируют, а в большой — отравляют протопласт растительных и животных клеток.

Морозоустойчивость — способность растений переносить температуру ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Разные растения переносят зимние условия, находясь в различном состоянии. У однолетних растений зимуют семена, нечувствительные к морозам, у многолетних — защищенные слоем земли и снега клубни, луковицы и корневища. У озимых растений и древесных пород ткани под действием отрицательных температур могут замерзнуть и даже промерзнуть насквозь, однако растения не погибают. Способность этих растений перезимовывать обуславливается их достаточно высокой морозоустойчивостью.

Поврежденные морозом растения имеют вид как бы обваренных, они утрачивают тургор, листья их буреют и засыхают. При оттаивании клубней картофеля или корнеплодов сахарной свеклы вода легко вытекает из тканей. Такое явление длительное время объясняли разрывом клеточных стенок под влиянием льда, образующегося в тканях растений. Однако установлено, что лед образуется главным образом в межклетниках и клеточные стенки остаются неповрежденными. Гибель растений под влиянием морозов обуславливается изменениями, происходящими в протопласте, его коагуляцией. Физико-химические преобразования в протопласте происходят вследствие оттягивания воды образующимися в межклетниках кристаллами. Кроме того, протопласт подвергается сжатию со стороны растущих в межклетниках кристаллов. В результате наступает необратимая денатурация коллоидов протопласта клеток и отмирание тканей. Если льда образуется немного, то после оттаивания растение может остаться живым. Так, в листьях капусты, выдержанных при температуре минус  $5-6^{\circ}\text{C}$ , образуется некоторое количество льда, воздух из межклетников вытесняется, и листья становятся прозрачными. Однако образование льда в межклетниках опасно, и после оттаивания листья возвращаются в нормальное состояние.

Каждая клетка имеет свою границу обезвоживания и сжатия. Переход этих границ, а не только снижение температуры — причина гибели клеток. Такое явление следует рассматривать не как непосредственное влияние холода на протопласт, а как действие, вызывающее обезвоживание протопласта вследствие вымораживания воды. Убедительным доказательством этого служит состояние переохлаждения (без образования льда), которое растения переносят без вреда; при тех же температурах, но с образованием льда в тканях растения гибнут.

Не все растения одинаково реагируют на образование льда в тканях. Например, клубни картофеля, георгина погибают сразу; капуста, лук переносят умеренное промораживание; растения

северных широт, озимые злаки (рожь, пшеница) выдерживают понижения температуры до  $-15$ — $-20^{\circ}\text{C}$ . Еще более выносливы зимующие почки лиственных и иглы хвойных деревьев.

Нечувствительность к морозам достигается физико-химическими изменениями в клетках. В зимующих листьях и других частях растения накапливается много сахара, а крахмала в них почти нет. Сахар защищает белковые соединения от коагуляции при вымораживании, и поэтому его можно назвать защитным веществом. При достаточном количестве сахара в клетках повышаются водоудерживающие силы коллоидов протопласта, увеличивается количество прочносвязанной и уменьшается содержание свободной воды. Связанная с коллоидами вода при действии низких температур не превращается в лед. У ряда древесных пород в результате преобразования углеводов в коровой паренхиме накапливаются жиры и липоиды, которые не замерзают и проявляют защитное действие в зимний период. Кроме того, белковые вещества, частично гидролизуясь, переходят из менее устойчивой в более устойчивую форму азотсодержащих веществ — аминокислоты, которые при замерзании в меньшей мере подвергаются денатурации.

Современное учение о морозоустойчивости растений основано на том, что это свойство формируется в процессе онтогенеза под влиянием определенных условий внешней среды в соответствии с генотипом, связано с явлением покоя и не является постоянным. У вегетирующих растений легко вымерзают растущие и закончившие рост органы. Выносливость растений к низким температурам в этот период незначительная. Степень морозоустойчивости клеток во многом зависит от состояния плазмалеммы, обмена веществ, образования сложных органических соединений и массы цитоплазмы. В клетках внутренние слои цитоплазмы повреждаются раньше, чем плазмалемма, которая способна к быстрому новообразованию за счет молекул остальной массы цитоплазмы. Недостаточно закаленные клетки не могут быстро восстанавливать плазмалемму. На степень морозоустойчивости растений большое влияние оказывают сахара, регуляторы роста и другие вещества, образующиеся в клетках.

И. И. Туманов разработал теорию закаливания растений, повышающего их устойчивость к действию низких температур. Сущность ее заключается в том, что у растений под влиянием низких положительных температур накапливаются сахара и другие соединения — первая фаза закаливания. Дальнейшее повышение морозоустойчивости происходит уже при отрицательных температурах, но не повреждающих клетки, — вторая фаза закаливания. Она идет сразу же после первой при температуре немного ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . В этой фазе наблюдается частичная потеря воды клетками. Под действием сахаров, накопившихся в клетках, изменяются биокolloиды и возрастает относительное

количество коллоидно-связанной воды. Такие изменения придают биокolloидам устойчивость к низким температурам.

Прекращение роста — необходимое условие прохождения первой фазы закаливания. Метаболические изменения, наблюдаемые во время этой фазы, могут быть вызваны изменением гормонального и энергетического баланса. Изменение баланса фитогормонов, несомненно, влияет на белковый синтез и активацию специфических ферментов в закаленных тканях. Гормоны также могут непосредственно влиять на свойства клеточных мембран; как известно, абсцизовая кислота увеличивает проницаемость мембраны для воды, в то время как кинетин оказывает обратное действие. Возможно, что низкая температура повышает активность ингибиторов роста и тормозит растяжение клеток.

Ингибиторы роста типа абсцизовой кислоты сами по себе не влияют на морозоустойчивость, но, ослабляя и ингибируя ростовые процессы, обуславливают наступление периода покоя тканей и тем самым повышают способность древесных растений к закаливанию.

Опыты показали, что стимуляторы роста (гиббереллины) не снижают эту способность у растений, находящихся в состоянии глубокого покоя. Вместе с тем они могут резко изменить ее. Так, черенки черной смородины, обработанные гиббереллином после первой фазы закаливания и помещенные затем в благоприятные условия для прохождения второй фазы, выдерживали понижение температуры лишь до  $-5^{\circ}\text{C}$ , в то время как контрольные растения до  $-40^{\circ}\text{C}$ .

Следует отметить, что переход растения из органического (глубокого) покоя в вынужденный сопровождается накоплением гиббереллинов в активной форме. Это может происходить в замерзших растениях при умеренных и небольших морозах. В конце зимы максимальное содержание гиббереллинов у древесных растений поддерживается длительное время (более месяца).

На морозоустойчивость растений оказывает влияние фотопериод. Установлено, например, что длинный день способствует образованию в листьях черной смородины стимуляторов роста, а короткий — накоплению ингибиторов. Фотопериод является мощным фактором для перехода растений в период покоя (белая акация, береза). У озимых злаков, не имеющих периода покоя, в первой фазе закаливания при относительно низкой температуре (до  $10^{\circ}\text{C}$ ) и солнечной погоде накапливаются углеводы. Если осенью погода ясная и прохладная, озимые хлеба хорошо перезимовывают, так как первая фаза закаливания у них проходит в благоприятных условиях. При закаливании озимых растений свет необходим не только для накопления в клетках защитных веществ в процессе фотосинтеза, но и для поддержания ультраструктуры протопласта и ростовых процес-



сов. Растения озимой пшеницы можно закалить и в темноте при  $2^{\circ}\text{C}$ , если их корни или узлы кущения погрузить в раствор сахарозы. Такие растения выдерживают морозы до  $20^{\circ}\text{C}$ .

Обнаружено, что в период закаливания растений высокоморозоустойчивого сорта озимой пшеницы при температуре, близкой к  $0^{\circ}\text{C}$ , количество сахаров в хлоропластах листьев увеличилось в 2,5 раза. Вместе с тем в пересчете на белок в хлоропластах их накапливается меньше, чем в целом листе, так как значительная часть сахаров локализуется в клеточном соке, что, по-видимому, предотвращает образование льда в вакуолях. Однако наблюдения за динамикой накопления сахаров показали, что во время закаливания содержание их в хлоропластах в пересчете на белок возрастает в 3 раза, а в листьях — лишь в 1,5 раза. В хлоропластах содержатся те же формы сахаров, что и в листьях: фруктоза, глюкоза, сахароза, олигосахара типа полифруктозанов (Т. И. Трунова). Повышение содержания сахаров в хлоропластах в значительной мере зависит от соотношения ряда физиологических процессов, протекающих при температурах, близких к  $0^{\circ}\text{C}$ . Так, с понижением температуры при закаливании растений интенсивность дыхания снижается сильнее, чем фотосинтез, в результате чего наблюдается задержка ростовых процессов. Повышение содержания сахаров в хлоропластах коррелирует с морозоустойчивостью растений. Следовательно, сахара оказывают стабилизирующее действие на клеточные структуры.

Для характеристики морозоустойчивости и жизнеспособности растений канадские ученые предложили ввести показатель «индекс активности свободных фосфатаз» — отношение активности фермента в исходном растении к активности его в замороженном состоянии при данной температуре — как критерий морозоустойчивости растения. Установлено, что при замерзании растения кислая фосфатаза переходит в свободное состояние и диспергируется в цитоплазме. Исследования показали, что охлаждение до температур, близких к замерзанию, приводит к укреплению связи фермента в клетке; при дальнейшем охлаждении происходит его освобождение и вымывание в наружный раствор. Предполагается, что переход кислых фосфатаз в свободное состояние является начальной фазой повреждения растения при его замерзании.

Установлено, что содержание незамерзающей (связанной) воды в тканях зимостойкой пшеницы почти в 3 раза выше по сравнению с незимостойкой. В районах с неустойчивой весной и частым возвращением весенних холодов новые побеги у пшеницы образуются медленно и неодновременно из почек, находящихся в состоянии покоя в узлах кущения. Наоборот, у злаковых, возделываемых в районах с устойчивым и большим снежным покровом, наблюдается дружное прорастание всех спящих

почек узла кушения, что свидетельствует о приспособленности к прохождению озимыми растениями так называемого зимнего покоя. При этом глубина залегания узла кушения и мощность его развития зависят от качества семян, способа посева, обработки почвы и оказывают большое влияние на перезимовку озимых. Обычно, когда узел кушения находится близко от поверхности (1,5 см), такие растения менее зимостойки, чем растения с более глубоким залеганием узла кушения (3—4 см).

Существует связь зимостойкости озимой пшеницы с содержанием сахаров в узлах кушения.

В листьях в декабре содержание растворимых углеводов достигает 18—24 % (на сухое вещество), а в узлах кушения — 39—42 %. В опытах сорт озимой пшеницы Безостая 1 расходовал за зиму наибольшее количество углеводов (23%), а Мироновская 808 — 10 %, он более зимостойкий. Отмечено интенсивное использование растворимых углеводов во второй половине зимы.

Узел кушения — своеобразная кладовая энергетических ресурсов растения в зимний период.

Морозостойкость сортов озимой пшеницы определяется как количеством сахаров, накопленных в осенний период, так и экономным расходом их в течение зимы.

У растений озимой пшеницы в зимний период с понижением температуры содержание моносахаридов (глюкозы и фруктозы) увеличивается за счет расщепления сахарозы на глюкозу и фруктозу. Это «молекулярный актив» зимующего растения (возрастает концентрация клеточного сока, что снижает точку его замерзания) (А. А. Рихтер).

Холодоустойчивость зародыша и растения в целом повышается, если намоченные и набухшие семена в течение 5—10 дней закалять попеременно температурами выше и ниже 0 °С. Холодоустойчивость семян кукурузы увеличивается при намачивании их в растворе алюмокалиевых квасцов; проростки с 4—5 листьями, полученные из таких семян, выдерживают температуру —5 °С в течение суток. По данным Д. Ф. Проценко, холодоустойчивые сорта и гибриды кукурузы отличаются более энергичным прорастанием семян и более быстрым развитием пластидного аппарата, более высоким уровнем содержания хлорофилла и желтых пигментов — каротиноидов.

Следовательно, зная природу холодоустойчивости и морозоустойчивости, можно значительно повысить устойчивость растений к низким температурам.

Витрификация — это переход жидкости (воды) при понижении температуры в стеклообразное состояние. Явление витрификации воды в растительных клетках наступает при резком охлаждении ниже —20 °С. Застывшая растительная ткань в виде аморфной стекловидной массы долго сохраняет свою жизнеспособность. Условия витрификации клеток изучали у дре-

весных растений и озимой пшеницы. При медленном отогревании замерзшей ткани жизнеспособность клеток восстанавливалась, а при быстром наблюдалось их отмирание. По-видимому, во втором случае в сильно обезвоженный протопласт мгновенно поступает в большом количестве талая вода, повреждая ядро, хлоропласты и цитоплазму, в результате чего утрачивается полупроницаемость плазмалеммы. Очевидно, при таких условиях происходит быстрое смещение структурных частиц по отношению друг к другу, что приводит к разрушению субмикроскопической структуры протопласта, и он отмирает (И. И. Туманов). Доказано, что растения, находящиеся в глубоком органическом покое, отличаются способностью к закаливанию; они выдерживают промораживание до  $-195^{\circ}\text{C}$ . Так, черная смородина после наступления состояния глубокого покоя и завершения первой фазы закаливания переносила охлаждение до  $-253^{\circ}\text{C}$ .

Советским физиологом П. А. Генкелем разработана теория о сопряженной и конвергентной сходящейся и расходящейся устойчивости растений. В ряде случаев он установил одинаковую реакцию растений на различные воздействия окружающей среды и разную реакцию растений на одни и те же условия, усматривая в этом причинную зависимость между воздействием неблагоприятных факторов и защитно-приспособительными ответными реакциями растительных организмов.

Примерами могут служить факты, когда в организме в результате приспособления к внешним условиям изменяется один из признаков (свойств), который почти всегда вызывает изменение и других свойств, сопряженных с ним. Так, предпосевное закаливание семян для повышения устойчивости к засухе усиливает способность растений переносить не только обезвоживание, но и перегрев (томат, просо, подсолнечник). Это явление обуславливается образованием у растений из закаленных семян цитоплазмы с более высокой эластичностью, большей водоудерживающей способностью, более интенсивными фотосинтезом и дыханием, повышенной активностью ферментов и т. д.

Сопряженную устойчивость наблюдали также у растений табака, подвергнутых закаливанию: повышенная засухоустойчивость сочеталась у них с сульфатной устойчивостью, что связано с повышенной жароустойчивостью, в то же время растения обладали пониженной хлоридоустойчивостью.

Большую роль в устойчивости растений к экстремальным условиям играет степень вязкости цитоплазмы. У ряда растений пониженная вязкость цитоплазмы листьев сопряжена с большей устойчивостью к заморозкам в критический период роста. Установленная П. А. Генкелем стимуляция роста у закаленных против засухи растений (томат) объясняется стимуляцией функциональной активности хроматина, что лежит в основе лучшей адаптации закаленных растений к засухе.

Конвергентная (сходная) устойчивость не всегда связана с одинаковыми условиями существования. Она может проявляться и при разных временных воздействиях экстремальных факторов (например, повышение жароустойчивости древесных пород после их адаптации к неблагоприятным условиям зимы, что обуславливается, по-видимому, сильным обезвоживанием цитоплазмы в зимний период).

Дальнейшее эколого-физиологическое изучение проблемы устойчивости позволит создать рациональную теорию устойчивости растительных организмов к экстремальным условиям среды.

### **ПОВРЕЖДЕНИЯ ОЗИМЫХ РАСТЕНИЙ В ОСЕННИЙ, ЗИМНИЙ И ВЕСЕННИЙ ПЕРИОДЫ**

Кроме низких температур, озимые растения повреждаются и гибнут от ряда других неблагоприятных факторов — ледяной корки, выпревания, вымокания и выпирания.

Ледяная корка образуется на полях в тех местностях, где морозы сменяются частыми оттепелями. Под коркой создается недостаток кислорода (8—10%), и растения переходят на анаэробное дыхание, при котором образуется спирт, токсически действующий на растительные клетки. Ткани растений повреждаются также механическим давлением ледяной корки.

Выпревание озимых растений наблюдается при глубоком снеговом покрове, который лежит 2—3 мес. При оттепелях интенсивность дыхания их повышается, количество сахаров в тканях уменьшается с 20 до 2—4%, что приводит к истощению растений. Такие растения весной легко повреждаются снежной плесенью (*Fusarium nivale*) и гибнут.

Повреждение озимых растений от выпирания обуславливается разрывами корневой системы. Оно наблюдается при больших заморозках, когда замерзает верхний слой почвы (2,5—5 см), а нижние слои остаются незамерзшими. Тогда верхний мерзлый слой почвы начинает всасывать воду по капиллярам из нижних слоев, в результате чего образуется ледяная прослойка. Она поднимает верхний слой почвы, отрывая его от незамерзшего, что приводит к разрыву корневой системы растений.

Вымокание наблюдается весной, когда после таяния снега часть растений на полях остается под водой. У таких растений нормальное дыхание прекращается, в них усиливаются анаэробные процессы, в результате чего растения погибают от истощения и отравления.

Исследованиями физиологической природы устойчивости растений к избытку влаги в почве установлено, что основную роль в этом играют складывающиеся анаэробные условия в

почве, недостаток кислорода для растений — гипоксия. Кроме того, избыток влаги в почве приводит к образованию вредных закисных соединений и переводу в неусвояемое состояние ряда элементов минерального питания. При анаэробном разложении у озимых растений отмечаются ослабление связи пигментов с белково-липидным комплексом мембран, уменьшение содержания хлорофилла *a*, деформация ультраструктуры хлоропластов, депрессия интенсивности дыхания, снижение активности фермента нитрат-редуктазы. При гипоксии у растений образуется избыток продуктов анаэробного превращения углеводов — пирувата, лактата, этанола, ацетальдегида и усиливается деятельность ферментов, катализирующих их превращения. При этом наблюдается заметное повышение содержания свободного пролина,  $\gamma$ -аминомасляной кислоты и других аминокислот вследствие торможения синтеза белков. Накопление пролина рассматривается как один из путей адаптации растений к гипоксии.

Установлено, что озимая пшеница более устойчива к гипоксии, чем озимая рожь. У более устойчивых сортов озимой пшеницы ткани корневой системы отличаются повышенной пористостью (межклетники и воздушные полости), и при недостаточной аэрации почвы могут образовываться дополнительные корни на поверхности почвы.

## РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ЗАСОЛЕНИЕ ПОЧВЫ

Наземные растения неодинаково реагируют на избыточное количество солей в почве. По реакции на засоление почвы различают галофиты и гликофиты.

**Галофиты** — растения засоленных мест произрастания. Для многих представителей галофитной флоры содержание солей в почве 2—3 % безвредно. Более того, отсутствие определенного количества солей в ней отрицательно сказывается на росте и развитии таких растений. Галофиты легко переносят высокое осмотическое давление засоленного почвенного раствора.

У одних групп галофитов высокое осмотическое давление создается в основном за счет органических веществ, в частности углеводов, например у полыни приморской (*Artemisia maritima*), у других осмотическое давление обуславливается накоплением минеральных солей, например у солероса (*Salicornia herbacea*).

**Гликофиты** — растения пресных мест произрастания. К ним относятся и культурные растения. Содержание солей в почве 0,5 % действует на них отрицательно.

Имеются растения с промежуточными свойствами, так называемые факультативные галофиты (свекла, хлопчатник, люцерна, томат и др.).

Малоустойчивы к содержанию солей в почве лен, гречиха, овес и др.

Засоление почвы происходит в основном хлоридными ( $\text{NaCl}$ ), сульфатными ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) и карбонатными ( $\text{NaHCO}_3$ ) солями. Основной прием борьбы с ним — мелиорация, т. е. промывание почвы, освобождение ее от избыточного содержания солей. Однако решение многих вопросов борьбы с засолением тесно связано с проблемой солестойкости растений.

На засоленных почвах у гликофитов уменьшается поступление воды, изменяются водообмен, минеральный состав, фотосинтетическая активность и направленность обмена веществ.

Некоторые соли лишь обезвоживают протопласт клеток, другие действуют токсически (резко изменяют направленность обмена веществ). Это свидетельствует о том, что функциональная деятельность клетки зависит от ионов. Под влиянием избыточного количества солей в растениях образуются и накапливаются промежуточные продукты обмена, которые несвойственны нормально функционирующему растительному организму. Они выполняют защитные функции, способствуя возникновению защитно-приспособительных реакций. Это — углеводы, органические кислоты, амиды, аминокислоты, пигменты, нуклеиновые кислоты и белки. Другие вещества действуют токсически. Нарушение азотного обмена (угнетение синтеза белковых веществ или активизация их распада и накопление аммиака, сульфоксидов, сульфонов) приводит к изменению ультраструктуры оргanelл клетки, формативным изменениям и самоотравлению клеток.

Солестойчивость культурных растений можно повысить закаливанием семян в солевом растворе. Для этого набухшие семена сахарной свеклы, пшеницы, хлопчатника и других растений выдерживают один час в 3%-ном растворе поваренной соли, затем их промывают, подсушивают и высевают (метод П. А. Генкеля).

Такая обработка, по-видимому, создает предпосылки для адаптации, перестройки обмена веществ под влиянием высокой концентрации солей, повышая солестойчивость растений.

### **УСТОЙЧИВОСТЬ К ПОЛЕГАНИЮ**

Чаще всего наблюдается полегание злаковых растений под влиянием ветра или дождя (ливней) при избыточном питании азотом и высокой влажности почвы. При таких условиях междоузлия растений быстро разрастаются, вытягиваются, а накопление скелетных образований (биополимеров — целлюлозы и гемицеллюлозы) и процесс лигнификации оболочек клеток, обуславливающих механическую прочность тканей стебля, задерживаются.

Полегание растений приводит к значительным потерям урожая, так как в результате изменений в обмене углеводов и бел-

ков снижается качество зерна, возникают осложнения при уборке. Полегшие растения могут подниматься. У злаков (пшеница, рожь, ячмень и др.) междоузлия верхушечной части стебля способны восстанавливать свой рост благодаря интеркалярной меристеме, которая обуславливает рост стебля в длину и закладку основных первичных структур. У полегшей соломины под влиянием геотропизма и фототропизма нижняя сторона верхних (от колоса) узлов стебля разрастается в большей мере и поднимает расположенную выше часть. Устойчивость растений к полеганию можно повысить созданием незагущенного травостоя, в котором световой режим обеспечивает наиболее эффективный фотосинтез.

Выращивая растения в условиях орошения, нельзя чрезмерно увлажнять почву. Нужно контролировать потребность растений в воде по физиологическим признакам (состояние устьичного аппарата, сосущая сила тканей), создавать условия сбалансированного питания растений азотом, фосфором и микроэлементами, вводить в культуру сорта, устойчивые к полеганию.

Среди многих факторов, способствующих устойчивости растений к полеганию, особого внимания заслуживает применение биологически активных соединений (ретардантов), которые замедляют рост растений. Одним из веществ этой группы является препарат хлорхолинхлорид (2-хлорэтил-3-метиламмонийхлорид —  $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2\text{CH}_2\text{ClCl}^-$ ). Если хлорхолинхлорид попадает в те части растения, где происходят интенсивный рост и деление клеток, то клеточная оболочка изменяется. Она становится толстой благодаря накоплению целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина, а по форме — менее вытянутой. Под действием препарата высота растений уменьшается на 20—30 %, листовые пластинки становятся широкими с темной (сине-зеленой) окраской, в них увеличивается содержание хлорофилла и каротиноидов, повышается интенсивность фотосинтеза, происходит перераспределение веществ в растении. В результате короткие, но прочные стебли злаков становятся устойчивыми к полеганию. Растения пшеницы опрыскивают хлорхолинхлоридом в конце фазы кущения — начале выхода в трубку. Норма расхода препарата 2—4 кг на 1 га. Укорачивание стебля происходит за счет самых нижних междоузлий.

### **МЕТАБОЛИЗМ ОРГАНИЧЕСКИХ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ ВОЗДУХА (КСЕНОБИОТИКОВ) В РАСТЕНИЯХ**

Проблема рациональной системы защиты природы и человека от чужеродных соединений (ксенобиотиков) весьма актуальна. Химические загрязнители разрушают биологические системы в воде, воздухе и почве. Известно также, что растительный мир

способствует очищению атмосферы. Поэтому исследование усвоения, метаболизма, биологического действия ксенобиотиков и механизмов их детоксикации в растениях представляет большой теоретический и практический интерес.

В нашей стране проводятся исследования метаболизма органических химических загрязнителей биосферы в растениях (С. В. Дурмишидзе с сотр.). Изучают усвоение и превращение растениями спиртов, альдегидов, кетонов, ароматических углеводородов, феноксиуксусных кислот, канцерогенных, полициклических углеводородов, ароматического диамина — бензидина и др. Особое внимание уделяется метаболизму в растениях пестицидов, канцерогенов, мутагенов. Исследуют дозы ксенобиотиков: метаболическая, угнетающая (ингибирующая) и летальная (смертельная).

Эксперименты с 20-дневными растениями райграса пастбищного (*Lolium perenne*) показали, что он может усваивать из воздуха через листья такие ксенобиотики: метиловый, этиловый, изопропиловый, бутиловый, амиловый, гексиловый, октиловый и бензиловый спирты, ацетон, формальдегид, ацетальдегид, муравьиную, уксусную, пропионовую кислоты, ангидрид уксусной кислоты, ацетоуксусный эфир, циклогексан, бензол, толуол, фенол,  $\alpha$ -нафтол, нафталин, хлороформ. В листьях райграса эти соединения подвергаются окислительным превращениям, циклические и бициклические соединения расщепляются, и углеродные атомы ксенобиотиков включаются в обычные метаболиты клетки: сахара, органические кислоты, аминокислоты и др.

В метаболизме ксенобиотиков, усвоенных листьями, участвуют и корни растения. Вторжение определенного количества чужеродных соединений в клетку вызывает защитные и адаптационные реакции — рост и развитие в этом случае проходят нормально. Усвоение и превращение ксенобиотиков происходят на свету и в темноте при 8—27°C. Большой спектр усвоения и превращения ксенобиотиков у райграса пастбищного как растения газонов может играть значительную роль в очистке воздуха городов и промышленных центров от химических загрязнителей биосферы.

В ряде работ разных авторов указывается на доминирующую роль хлоропластов в первичных реакциях детоксикации, что обуславливается значительным содержанием в них низкомолекулярных соединений меди. Исследования показали, что введением в растительную ткань ионов меди и железа путем обработки надземных частей растений стабильными комплексами этих элементов можно существенно уменьшить содержание в них токсикантов фенольной природы, что объясняется усилением каталитической деятельности ферментов, содержащих в активном центре атомы меди и железа (Д. Ш. Угрехемидзе и др.).



## ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ

Загрязнение атмосферы газами, пылью и аэрозолями, поступающими с промышленных предприятий, создает неблагоприятные условия для роста растений. Растения в таких условиях резко снижают продуктивность, декоративность и часто погибают.

Согласно современным представлениям, токсический газ, попадая через устьица или эпидермис в лист, растворяется в воде клеточных оболочек и взаимодействует с цитоплазмой. Первыми повреждаются клетки устьичных полостей, затем клетки губчатой палисадной паренхимы. Газ, растворяющийся в воде, образует кислоту или щелочь, которые взаимодействуют с протопластом. Часть их нейтрализуется, а часть остается в свободном состоянии. Кислоты разрушают хлорофилл, изменяют рН тканей листа и устойчивость биокolloидов цитоплазмы, повышают общую окисляемость, увеличивают дисперсность коллоидов и гигроскопичность тканей, отрицательно влияют на ферментативный аппарат, нарушают обмен веществ в клетках листа и проводящих систем, снижают интенсивность фотосинтеза, повышают интенсивность дыхания.

Изучение влияния токсических доз сернистого ангидрида ( $\text{SO}_2$ ) и хлора ( $\text{Cl}_2$ ) на листья древесных растений показало, что для каждого вида растений характерен свой уровень накопления в листьях хлора (от 0,1 до 0,5%) и серы (от 0,2 до 0,9%). Растения, произраставшие в загрязненной вредными газами атмосфере, содержали хлора в листьях в несколько раз больше (2—2,25%). Постепенное накопление хлора в растениях приводит к отмиранию части тканей листа или целых листьев в основном во второй половине их вегетации. Газоустойчивыми являются те растения, в органах которых накапливается повышенное количество серы и хлора. Активность ферментных систем у них высокая. К таким растениям относятся лох, шелковица, тополь, дуб туркестанский, гледичия и др., которые также хорошо растут на засоленных почвах. Негазоустойчивыми оказались липа и каштан (они плохо растут на засоленных почвах).

Таким образом, явления солеустойчивости и газоустойчивости растений взаимосвязаны.

Для повышения газоустойчивости растений семена грецкого ореха и конского каштана намачивали в 0,1%-ном водном растворе серной или соляной кислоты, а затем растения поливали 0,2%-ным раствором солей этих кислот. Положительные результаты были получены при применении серной кислоты.

Считают, что для озеленения территорий промышленных предприятий целесообразно использовать семена растений, произрастающих на слабо- и средnezасоленных почвах. Искусственное засоление почвы для выращивания сеянцев из обычных

семян также будет способствовать повышению газоустойчивости растений (Г. М. Илькун).

Загрязнители воздуха, широко распространенные атмосферные компоненты — двуокись серы и озон, образующиеся при некоторых антропогенных воздействиях на окружающую среду, проникая в растительные клетки, изменяют проницаемость мембран, вызывая либо усиление, либо уменьшение потоков ионов через них. Так, при воздействии двуокисью серы и озона на ткани листьев петунии значительно увеличивалась проницаемость мембран для калия. Атмосферные токсиканты сосредотачиваются главным образом в хлоропластах и митохондриях, вызывая нарушения процессов фотосинтеза и дыхания.

Исследования показали, что условия минерального питания растений макро- и микроэлементами играют важную роль в снижении повреждаемости их токсическими газами. Так, по данным Центрального республиканского ботанического сада АН УССР (г. Киев), при искусственной дегазации сернистым газом двулетних саженцев липы сердцелистной, конского каштана и тополя черного, выращиваемых на бедной дерново-подзолистой почве без удобрений и при внесении NPK, более устойчивыми оказались растения во втором варианте. Так, без удобрений листья у деревьев были поражены на 70—90%, а при внесении удобрений — лишь на 10—30%.

Установлено, что растения, произрастающие в оптимальных условиях минерального питания и водообеспеченности, переносят достаточно высокие концентрации атмосферных загрязнителей. Важная роль в повышении газоустойчивости растений принадлежит освежающим поливам растений путем дождевания. Дождь и освежающие поливы вымывают из листьев до 30% токсических веществ.

Следует отметить, что растения обладают высокой чувствительностью к таким широко распространенным загрязнителям воздуха, как двуокись серы, фтористый и хлористый водород. Однако имеются более устойчивые к ним породы деревьев. Поэтому при озеленении городов, промышленных центров и создании защитных насаждений для плодовых садов важен подбор газоустойчивых пород древесных и травянистых растений, информацию о которых можно получить в специальной литературе, ботанических садах и дендрариях.

### **УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ**

У растений часто наблюдаются болезни, которые вызываются вирусами (мозаичные болезни), бактериями (загнивание, опухоли), грибами (головня, ржавчина — у злаков), цветковыми паразитами (зарзиха повиллика, омела). Кроме того, растения поражаются и непаразитарными болезнями, например гоммо-

зом, хлорозом, в результате воздействия различными факторами (температура, влажность, условия питания). При гоммозе внутренняя ткань (коровая паренхима) растворяется и превращается в камедь, вытекающую наружу. Явление гоммоза наблюдается у однолетних и древесных растений.

Чтобы представить физиолого-химические основы устойчивости растительных организмов к болезням, следует рассмотреть взаимосвязь растения-хозяина и паразита. При этом различают отдельные этапы. Начальный этап — прорастание спор. Этот процесс наиболее успешно происходит в среде, которая содержит хотя бы минимальное количество выделений ткани растения-хозяина в виде жидкости, так называемой инфекционной капли. Поэтому уровень проницаемости цитоплазмы имеет существенное значение для прохождения первого этапа взаимосвязи растения-хозяина и паразита. При прорастании споры проросток прикрепляется с помощью особых присосок, которые называются апрессориями, на поверхности растения-хозяина. Второй этап заражения — рост гиф внутри тканей растения; он зависит от толщины стенок паренхимных клеток и характера оболочки. Третий этап — установление физиологического взаимодействия между инфекционной гифой и цитоплазмой растения-хозяина: если у растения-хозяина будет достаточно средств защиты против патогенного микроорганизма, то оно победит, в противном случае окажется пораженным.

Взаимодействие между инфекционной гифой и цитоплазмой растения-хозяина у устойчивых и неустойчивых к болезням форм складывается неодинаково. Для устойчивых форм растений при заражении их облигатным паразитом характерна борьба между растением-хозяином и патогенным микроорганизмом. При этом наблюдаются образование и накопление в цитоплазме темноокрашенных продуктов окисления фенолов, которые пропитывают все содержимое клетки, включая и оболочку. Анатомическую картину заражения можно показать на примере поражения устойчивых и неустойчивых сортов клевера грибом *Erysiphe polygonii*.

У неустойчивого сорта сначала наблюдается как бы мирное сосуществование между паразитом и растением, происходит прорастание спор. Далее инфекционная гифа, проникнув в клетку, образует гаустории (присоски), посредством которых питает мицелий и истощает клетки растения-хозяина. Это совпадает с переходом гифы гриба в фазу спороношения. Позже отмечаются потемнение тканей растения-хозяина и частичное их отмирание.

Другая картина наблюдается при заражении тканей устойчивого сорта клевера. В этом случае прежде всего ярко выражен антагонизм между грибом и растением-хозяином. После

проникновения гифы гриба в клетку происходят потемнение и омертвление протопласта. Затем некроз (отмирание клеток) очень быстро охватывает всю клетку, которая со временем гибнет с проникшей в нее гифой, и, таким образом, инфекция далее не распространяется.

Один из показателей высокой чувствительности тканей устойчивого растения — изменение активности окислительных ферментов, например пероксидазы. Роль окислительных процессов в защитных реакциях заключается в следующем. Гидролитические ферменты патогенных микроорганизмов осуществляют разложение имеющихся в тканях растения-хозяина веществ, которые используются для питания мицелия гриба. При повышении активности окислительных ферментов активность гидролитических ферментов паразита будет угнетаться. Кроме того, эти ферменты обезвреживают токсины, выделяемые микроорганизмами, окисляя их до конечных физиологически нейтральных продуктов, а также активизируя процессы окисления фенолов до хинонов. Пропитанные хинонами вещества клеток растения-хозяина не могут быть питательной средой для микроорганизмов, и, таким образом, создается химический «барьер». Окислительные ферменты способствуют воспроизведению поврежденных тканей и покровов, что обеспечивает механическую преграду на пути проникновения инфекции. Степень поражения, как показывают наблюдения, тесно связана с состоянием растения и внешними условиями.

Устойчивость растений к болезням называется иммунитетом.

Различают иммунитет абсолютный — полную устойчивость к данной болезни (например, у пшеницы к пыльной головне овса) и относительный — частичную поражаемость растений в зависимости от условий окружающей среды. К физиологическим показателям, обуславливающим устойчивость растения к возбудителю болезни, следует отнести различный характер устьичных движений, кислотность клеточного сока в клетках растения-хозяина, активность ферментов, характер обмена веществ, интенсивность экзоосмоса органических веществ клетки, которая зависит в основном от коллоидного состояния цитоплазмы, степени ее проницаемости и др. В тканях часто накапливаются свойственные определенным растениям химические вещества типа гликозидов, алкалоидов, фенольных соединений и т. д., которые обуславливают устойчивость растений к болезням. Этот вид устойчивости называется химической в отличие от физиологической, находящейся в той или иной зависимости от процессов, проходящих в растении.

Таким образом, различают три вида устойчивости растений к инфекционным болезням.

Первый — *анатомо-морфологическая* устойчивость как следствие большой плотности структуры тканей, мелкоклеточности, утолщенности оболочек и незначительных размеров межклетников.

Второй — *физиологическая* устойчивость, которая обуславливается характером устьичных движений, кислотностью и величиной осмотического давления клеточного сока.

Третий — *химическая* устойчивость, связанная с накоплением в клетках тканей различных веществ — гликозидов, алкалоидов, фенольных соединений и др.

Учитывая большое влияние факторов внешней среды (температура, свет, влажность почвы, минеральное питание) на изменение устойчивости растений к болезням, нужно направлять действие этих факторов на ее повышение. Особая роль принадлежит минеральному питанию. Известны действие фосфора, калия и микроэлементов на повышение устойчивости растений к патогенным микроорганизмам и ослабление ее под влиянием азота. Подбором определенных соотношений элементов питания в различные фазы развития растений можно изменить обмен веществ, состояние коллоидов цитоплазмы, а следовательно, и степень устойчивости их к болезням.

Можно допустить, что высокая устойчивость к болезням ряда сортов сельскохозяйственных культур обуславливается действием продуцируемых ими антибиотиков, фитонцидов, которые угнетают проникших в ткани возбудителей болезней и препятствуют их развитию.

Для борьбы с болезнями растений применяют специальные химические препараты — фунгициды.

### **ХИМИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ РАСТЕНИЙ, ИЛИ АЛЛЕЛОПАТИЯ**

Химическое взаимодействие растений в экосистемах и фитосенозах, называемое аллелопатией, во многом обуславливается фитонцидами. Термин «аллелопатия» (от греч. *allelon* — взаимно и *pathos* — страдание) был впервые применен австрийским физиологом Г. Молишем при описании взаимоотношений между высшими растениями и микроорганизмами. Основоположниками учения о химическом взаимодействии растений являются ученые-физиологи Г. Молиш, С. П. Костычев, Н. Г. Холодный, Д. Боннер, Б. П. Токин, Г. Грюммер и др.

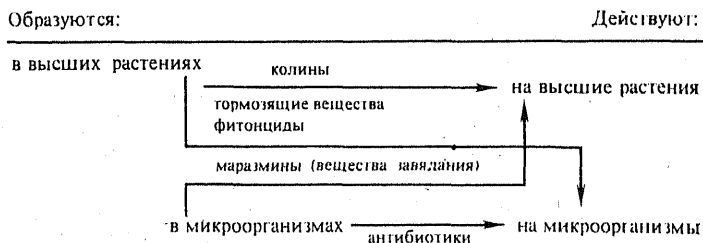
Аллелопатия — широко распространенное в природе явление. В процессе жизнедеятельности растение выделяет в окружающую атмосферу или почву разнообразные органические,

физиологически активные вещества, которые создают своеобразную биохимическую защитную сферу из этих веществ, влияющих на произрастающие рядом другие виды растений (А. М. Гродзинский).

Химическая природа физиологически активных веществ весьма разнообразна. Это могут быть фенольные соединения, эфирные масла, летучие терпены, хлорогеновые кислоты, синильная кислота, бензойные альдегиды, гликозиды, смолы, алкалоиды, дубильные вещества и др. Установлено, что в ряде случаев физиологически активные вещества образуются в растении из неактивных веществ. Так, в чесноке содержится неактивное вещество аллиин, которое способно под влиянием фермента аллииназы быстро превращаться в аллицин ( $C_6H_{10}OS_2$ ), обладающий фитонцидными свойствами. Известно, например, что летучие вещества полыни тормозят прорастание семян фенхеля на расстоянии около 1 м, летучие вещества житняка и овса стимулируют прорастание пылевых зерен люцерны.

Для иллюстрации химического взаимодействия растений приводится схема Г. Грюммера:

#### Физиологически активные вещества



В приведенной схеме показано только отрицательное взаимодействие организмов, в то время как в природе существует не меньше примеров положительного химического взаимодействия растительных организмов. Аллелопатия как круговорот физиологически активных веществ в ценозе — важное явление для теории и практики земледелия.

В литературе поднимается вопрос и приводятся экспериментальные данные аллелопатического влияния на почву, которое выражается в накоплении в ней колинов (смесь разнообразных соединений) в количествах, оказывающих угнетающее действие на культивируемые растения. Причины этого могут быть разные: корневые выделения, продукты жизнедеятельности микрофлоры и фауны (например, фитонематоды), продукты физико-химических процессов в почве.

Таким образом, аллелопатия изучает образование и выделение растениями физиологически активных веществ в окружающую среду, их преобразование и влияние на растения в агрофитоценозах.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Что такое закаливание зимующих растений? Какие фазы закаливания различают у озимых культур?
2. Почему в первой фазе закаливания нужны свет и низкая положительная температура?
3. Почему для зимующих растений вредны зимне-весенние оттепели?
4. В чем заключается прямое и косвенное действие высоких температур на растение?
5. Как можно повысить засухоустойчивость растений?
6. Какие повреждения озимых растений наблюдаются в осенний, зимний и весенний периоды?
7. Какие вещества в растении в экстремальных условиях способствуют возникновению защитно-приспособительных реакций?

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Системно-структурный анализ в настоящее время выдвигается как очень важный методологический подход во всех науках, в каждом исследовании. Он прочно вошел в научный обиход. Под системой понимают комплекс элементов, определенное их количество и структуру, а структура — это набор элементов и определенная связь между ними. Понятие «система» органически связано с понятием «структура», но первое шире, так как включает и целое, и элементы.

Фундаментальные принципы научного познания, сформулированные диалектическим материализмом, составляют наиболее адекватную методологическую основу системного подхода. Применительно к физиологическим исследованиям сущность его состоит в том, что на основе диалектического единства анализа и синтеза (интегратизма) растение исследуется как целостная система с присущими ей разнокачественными связями, их взаимодействием, синтезом структурно-функциональных и генетических особенностей. Растения, как и другие организмы, представляют собой гармоническую систему систем: атомов, молекул, клеток, органов. Каждая клетка является сложным кибернетическим элементом сложнейшей целостной кибернетической системы — организма.

Растения имеют специализированные ткани: ассимиляционные проводящие, покровные и другие, которые служат в качестве основных элементов целостной кибернетической системы. Организм как система живет благодаря существованию трех взаимосвязанных потоков: вещества, энергии и информации, обеспечивающих устойчивость живой системы, упорядоченность, стойкость процессов, протекающих в растениях.

Саморегулирование растения осуществляется системой управления, в основе которой лежат восприятие, переработка, хранение и передача информации генетическими, физиологическими (биомембраны, фитогормоны и ингибиторы, фитохромная система) и экологическими (адаптивными) регуляторами; их функционирование обеспечивает развитие и динамическое стационарное состояние (гомеостаз) растения.

Определение путей эффективного усвоения факторов внешней среды растениями и оптимизации условий выращивания.



служит основой для решения конструктивной проблемы земледелия — программирования фотосинтетической продуктивности посевов, повышения коэффициента полезного действия фотосинтеза и реализации максимальной потенциальной урожайности сельскохозяйственных культур.

Для успешного решения этих актуальных задач большое значение имеет знание и понимание физиолого-биохимических закономерностей роста и развития целостного растительного организма как самоорганизующейся, саморегулирующей, адаптивной системы в различных почвенно-климатических условиях и умение получать необходимую информацию об уровне активности и направленности жизнедеятельности растительного организма в процессе его роста, развития и взаимодействия с другими растениями в посевах и других агрофитоценозах.

Достижения сельскохозяйственной науки и физиологии растений — теоретической основы земледелия позволяют разрабатывать научно обоснованные программы и внедрять в производство интенсивные технологии возделывания сельскохозяйственных культур.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. В 2 т/Пер. с англ. М.: Агропромиздат, 1985.
- Биофизика фотосинтеза/Под ред. А. Б. Рубина. М.: Изд-во МГУ, 1975.
- Биохимия растений/Под ред. Дж. Боннера, Дж. Варнера. М.: Мир, 1968.
- Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М.: Мир, 1967.
- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Наука, 1964.
- Винтер А. К. Заморозки и их последствия на растения. Новосибирск: Наука, 1981.
- Гелстон А., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983.
- Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982.
- Годнев Т. Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск: Изд-во АН БССР, 1963.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973.
- Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.: Наука, 1969.
- Гусев Н. А. Физиология водообмена у растений. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1966.
- Журбицкий З. И. Теория и практика вегетационного метода. М.: Наука, 1968.
- Калинин Ф. Л. Биологически активные вещества в растениеводстве. Киев: Наукова думка, 1984.
- Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев: Наукова думка, 1980.
- Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974.
- Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978.
- Кретович В. Л. Обмен азота в растениях. М.: Наука, 1972.
- Кретович В. Л. Введение в энзимологию. М.: Наука, 1974.
- Кретович В. Л. Биохимия растений. М.: Высшая школа, 1986.
- Куперман Ф. М. Современные проблемы морфофизиологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1976.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978.
- Лебедев С. И. Фотосинтез. Киев: Изд-во УАСХН, 1960.
- Леман В. М. Культура растений при электрическом свете. М.: Колос, 1971.
- Ленинджер А. Митохондрия. М.: Мир, 1966.
- Ленинджер А. Биохимия. М.: Мир, 1976.
- Леопольд А. Рост и развитие растений. М.: Мир, 1963.
- Либерт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976.
- Мамонов К. Л., Ким Г. Г. Математическое моделирование физиологических процессов у растений. Алма-Ата: Наука, 1978.

- Меркис А. И. Геотропическая реакция у растений. Вильнюс: Минтис, 1973.
- Мишустин Е. Н., Шальникова В. К. Биологическая фиксация атмосферного азота. М.: Наука, 1968.
- Нобел П. Физиология растительной клетки. М.: Мир, 1973.
- Овчаров К. Е. Витамины растений. М.: Колос, 1968.
- Петербургский А. В. Агрохимия и физиология питания растений. М.: 1981.
- Пигменты пластид и методика их исследования. М.: Наука, 1964.
- Плешков Б. П. Биохимия сельскохозяйственных растений. М.: Агропромиздат, 1987.
- Полевой В. В. Фитогормоны. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1982.
- Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977.
- Рубин Б. А. Курс физиологии растений. М.: Высшая школа, 1976.
- Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1965.
- Салеев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. М.: Наука, 1969.
- Сент-Дьердьи А. Биоэнергетика. М.: Физматгиз, 1960.
- Сент-Дьердьи А. Биоэлектроника. М.: Мир, 1971.
- Скулачев В. П. Аккумуляция энергии в клетке. М.: Наука, 1969.
- Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М.: Наука, 1972.
- Слейчер Р. Водный режим растений. М.: Мир, 1970.
- Степанов Б. Н. Химия и биохимия углеводов. М.: Высшая школа, 1978.
- Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И. Физиология корня. Киев: Наукова думка, 1972.
- Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза. М.: Высшая школа, 1977.
- Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972.
- Тимирязев К. А. Избранные сочинения. М.: Сельхозгиз, 1948.
- Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979.
- Физиология плодовых растений/Пер. с нем. М.: Колос, 1983.
- Физиология сельскохозяйственных растений. Изд-во МГУ в 12 т, 1967—1971.
- Фотохимические системы хлоропластов/Под ред. Л. К. Островской. Киев: Наукова думка, 1975.
- Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М.: Мир, 1968.
- Хлоропласты и митохондрии. М.: Наука, 1969.
- Холл Д., Рао К. Фотосинтез. М.: Мир, 1983.
- Церлинг В. В. Агрохимические основы диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур. М.: Наука, 1978.
- Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. М.: Наука, 1964.
- Шарапов Н. И. Закономерности химизма растений (о качестве урожая). М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Шатилов И. С., Чудновский А. Ф. Агрофизические, агрометеорологические и агротехнические основы программирования урожая. Принципы АСУ ТП в земледелии. Л.: Гидрометеониздат, 1980.
- Шевелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути его регулирования. М.: Колос, 1980.
- Школьник М. Н. Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974.
- Энгельгардт В. А. Интегрализм — путь от простого к сложному в познании явлений жизни//Вопросы философии. 1970. № 11.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абсинтин 379  
 Абсцисовая кислота 147, 420, 426, 447  
 Авенин 40  
 Авитаминоз 373  
 Агликон 377, 378  
 Агон 69  
 Адгезия 138  
 Аддитивность 315  
 Аденилатная система 28  
 Аденин 71, 360  
 Аденозин 71  
 Аденозиндифосфорная кислота (АДФ) 28  
 Аденозинмонофосфорная кислота (АМФ) 28  
 Аденозинтрифосфата 67  
 Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) 28, 70, 71, 186, 194, 294, 264, 398  
 Адсорбция неполярная (физическая) 95  
   — полярная 95  
 Азафрин 166  
 Азот 326, 327  
 Азотфиксаторы 337  
 Акониитаза 253  
 Акронетальный градиент 322  
 Актиноритмизм 462  
 Актиниозин 97  
 Аланин 35, 495  
 Алкалоиды 350, 378, 387  
 Алкогольдегидрогеназа 241  
 Аллантоин 343  
 Аллин 528  
 Аллиназа 528  
 Аллицин 389, 528  
 Альбумины 40  
 Альдогексозы 47  
 Альдозы 47  
 Альдолазы 84  
 Альдотриозы 47  
 Амигдалин 378  
 Амидазы 359  
 Амилаза 69, 354  
 Амилоза 50, 354  
 Амилопектин 50, 354  
 Аминоациладеннлат 362  
 Аминофазы 81  
 Аммиак, превращение в растении 330  
 Аммонификация 329  
 Андроей 481, 482, 484  
 Аневрин, см. Витамин В<sub>1</sub>  
 Анions 284, 307  
 Антагонизм ионов 313  
 Антезины 471  
 Антибиотики 389  
 Антиметаболиты 391  
 Антитранспираты 146  
 Антоцианидины 379, 380, 381  
 Антоцианы 379, 380, 383  
 Апитенин 384  
 Апикальное доминирование 442  
 Апопласт 101, 295  
 Апофермент 68, 69  
 Арабаны 50  
 Арабиноза 50  
 Аргинин 36  
 Аскорбатоксидаза 301  
 Аспарагин 359, 360  
 Ассимиляты 204, 234, 395  
 Ассимиляционное число 209  
 Ассимиляция 353, 500  
 Астазин 166  
 Атразин 454  
 Атрихоласты 306  
 Атттрагирующие ткани 399  
 Ауксин 440  
 Ацетальдегид 499  
 Ацелирование 72  
 Ацетил-КоА 260, 286, 366  
 Аэропоника 350  
 Базипетальный градиент 322  
 Бактериориза 326  
 Бактериофагия 31  
 Бактериохлорофилл 158  
 Белки 38  
   — структура первичная 38  
   — — вторичная 39  
   — — третичная 39  
   — — четвертичная 39  
   — форма глобулярная 39, 40  
   — — фибриллярная 39, 40  
 Бетанин 497  
 Биксин 166  
 Биогенные стимуляторы 511  
 Биозы 46  
 Биокатализаторы, см. Ферменты  
 Биосинтез жирных кислот 367  
   — жиров 367  
   — липидов 365  
 Биотин 372  
 Биотоки 428, 435, 437  
 Биоэлектрический потенциал 91, 436, 437, 486  
 Бирадикал 180  
 Бор 298  
 Брассиностероиды 446  
 Брожение маслянокислое 246  
   — молочнокислое 246  
   — спиртовое 246  
 Бром 52  
 Буферность 283  
 Вакуоль 64  
 Валин 331  
 Виолаксантин 168—170, 448, 483  
 Вирусы 361  
 Витамин А 370  
   — В<sub>1</sub> 371  
   — В<sub>2</sub> 371  
   — В<sub>3</sub> 372  
   — В<sub>6</sub> 372  
   — В<sub>12</sub> 372

- В<sub>c</sub> 372
- С 372
- Е 371
- Н (биотин) 367, 372
- К 371
- РР 372
- Витамины 71, 370
- Витамины группы D 370
- Витамины, роль в растениях 68—71
- связь с ферментами 71, 370
- Витин 378
- Вода гигроскопическая 125
- гравитационная 125
- имбибиционная 125
- капиллярная 125
- мертвый запас 126
- пленочная 125
- свободная 33, 513
- связанная 33, 515
- Водный баланс 134
- дефицит 134
- Водообмен 103
- Возрастная изменчивость 472
- Воск 368, 369
- Восходящий поток 137
- Время презентации 424
- Вымоkanie растений 518
- Выпираание 518
- Выпревание растений 518
- Выющиеся растения 429
- Газоустойчивость 523
- Галактаны 50
- Галактоза 50
- Галогены 52
- Гелофиты 519
- Гаустории 525
- Гексозы 47
- Гексокиназа 247
- Гель 290
- Гемин 162
- Гемоглобин 162
- Гемиллюлоза 50, 355
- Ген-оператор 478
- регулятор 478
- структурный 478
- Генная инженерия 408, 410
- Геном 478
- Генотип 403
- Гентиобиоза 169, 378
- Геотропизм 424
- Гентозы 256
- Геранилгераниоллирофосфат 167, 442
- Гербициды 451—453
- Гетероауксин 407
- Гетерозис 404
- Гетерополярные связи 52
- Гиббереллины 442—445
- Гибберсиб 444
- Гигрофиты 510
- Гидатоды 118, 122
- Гидратация 290
- Гидрогенизация 45
- Гидроксиламин 330
- Гидроксиламинредуктаза 477
- Гидролазы 81, 365
- Гидролиз 247
- Гидромоуль 112
- Гидропоника 346
- Гидротропизм 427
- Гидрофильные группы 53
- Гидрофобность 53
- Гидрофобные связи 38, 53
- Гинецей 482, 484
- Гипоксия 519
- Гипонастин 428
- Гистидин 37

- Гистоны 41, 479
- Гистосистемы 30
- Глиадин 40
- Гликоалкалоиды 379
- Гликоген 46
- Гликозиды 373, 377
- Гликокол 35, 495
- Гликолипиды 44, 367, 370
- Гликопротеиды 41
- Гликофиты 519
- Глюкосилатный цикл 253, 254
- Глюкоксилевая кислота 196, 254
- Глюкоксисомы 253
- Глицерин 47, 366
- Глицерофосфатиды 44
- Глицин, см. Гликокол
- Глобулины 40, 476
- Глутамин 358
- Глутаминсинтеттаза 332, 339
- Глутаматдегидрогеназа 241, 295, 337
- Глюкоза 46, 48, 49, 63, 254, 256, 259, 355
- Глюкозо-1,6-дифосфат 259
- Глюкозо-1-фосфат 355
- Глюкозо-6-фосфат 251
- Глютактон 285
- Глютелины 40
- Голохром 174
- Гольджи аппарат 61
- Гомеополарные связи 52
- Гомеостаз 64
- Гоммоз 525
- Гордени 388
- Гормон цветения, см. Флориген
- Гормональная теория 470, 471
- Граны хлоропластов 152, 153
- Гуанин 360, 392
- Гумус 317—318
- Гумусная теория 11
- Гутта 387
- Гуттация 118
- Давление гидростатическое 119
- корневое 116
- осмотическое 118, 106
- Движение растений 422
- Двойная генетическая детерминация 477
- Дегидрогеназы 80, 194, 240, 253
- анаэробные 240
- аэробные 240
- пиридинные 240
- флавиновые 240
- Дезаминирование 329, 358, 495
- Дезоксирибоза 46, 361
- Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) 56, 37
- Декарбоксилаза 83
- Декстрины 50, 354
- Дельфинидин 381
- Денатурация белка 391
- Деплазмолит 123, 310
- «Дено ферментов» 157
- Дерепрессия 478
- Десикация 458
- Дефолиация 454
- Диализ 105
- Диаминопурин 392
- Диастрофия 215
- Диафототропизм 423
- Дигидрел 450
- Дигидрохискаротин, см. Лютеин
- Диктисомы 61
- Димеры 41
- Диметилсульфоксид (ДМСО) 343
- Динитрофенол 262
- Диоксиацетон 47
- Диоксикаротин, см. Ксантофилл
- Диполь 107

Диссимиляция 21, 353  
Дитерпеноиды 442, 446  
Диурон 454  
Дифарнезил 371  
Диффузионный поток 318  
Диффузия 95  
Диэлектрическая проницаемость 104  
Додесенилсукцинат 147  
Дубильные вещества 385  
Дыхание анаэробное 247  
— аэробное 250  
— темновое 270  
«Дыхание почвы» 222  
Дыхание растений 234  
Дыхание, химизм 238  
Дыхательный коэффициент 236

#### Единица фермента 77

Жаростойкость растений 504  
Железо 303  
Железодигидропорфирин 243  
Железомезопорфирин 243  
Железопропорфирин 243  
Железоформилпорфирин 243  
Жирные кислоты насыщенные 43  
— — ненасыщенные 43  
Жиры 365—368

Завядание временное 135  
— длительное 135  
Завязь 488  
Закаливание 508  
Захон-Гротгуса — Дрейпера 178  
— Заленского 141  
— Штарка — Эйштейна 178  
Замедленная флуоресценция 205  
Засуха  
— атмосферная 506  
— почвенная 506  
Засухоустойчивость 505  
Зеаксантин 166  
Зелтин-6-аминопурин 446  
Зени 291  
Зигота 456

Изогуанин 392  
Изомеразы 83  
Изопрен 161  
Изоферменты 83, 84  
Изоэлектрическая точка 294, 314  
Иммунитет абсолютный 526  
— относительный 526  
Инвертаза 356  
Инвертный сахар 49  
Ингибиторы ферментов 75  
Индол 85  
Инициальные частицы 156  
Интегрализм 18, 19  
Интенсивность дыхания 238  
— транспирации 127  
— фотосинтеза 208  
Интеркалярные зоны роста 413, 521  
Интродукция растений 501  
Инулин 50  
Информосомы 362, 363  
Инофоры 96, 97

#### Иод 52

Кавитация 138  
Казеин 40  
Калий 290  
Кальмодулин 295, 426  
Кальцефилы 322  
Кальцефобы 322  
Кальций 293  
Каллус 408

Капсантин 166  
Кепсорубин 166  
Карбамид 343  
Карбамидгидролаза (уреаза) 358  
Карбоксилрование 192  
Каротины 158  
Каротиноиды 158  
Каталаза 80, 244  
Катализаторы 68  
Каталитическая активность ферментов 75  
Катехины 385  
Катионы 290  
Каурен 442  
Каучук 386  
Кафирин 40  
Квант света 179  
Квантовый выход фотосинтеза 180  
Кверцетин 379  
Кверцитрин 379  
Кемпферол 384  
Кетогексозы 48  
Кетозы 47  
Кетотриозы 47  
Кефалин 287, 369  
Кинетин 446  
Кислота адениловая 71  
— аконитовая 377  
— аллантоиновая 343  
— арахидовая 43, 371  
— аскорбиновая 371  
— аспарагиновая 331  
— бегеновая 43  
— борная 300  
— винная 376  
— галактуроносовая 48  
— галловая 385, 386  
— гликолевая 195  
— глюконолевая 253  
— глутаминовая 331  
— глюконосовая 48  
— гуминовая 385  
— 2,4-дихлорфеноксиуксусная 452, 453  
— изолимонная 376  
— индолилуксусная (ИУК) 425, 441  
— карнауэбовая 369  
— кетоглутаровая 252  
— лимонная 376, 495  
— линолевая 43, 371  
— линоленовая 43, 371  
— малоносовая 376  
— маннуроносовая 48  
— мевалоносовая 167, 442, 447  
— молочная 246  
— монтановая 369  
— мочевова 406  
— нафтеновая 318  
— никотиновая 372  
— олеиновая 43  
— пальмитиновая 43, 368  
— пантотеновая 367  
— парааминобензойная 374  
— пировиноградная 251, 252, 331  
— протокатеховая 385  
— смирная 378  
— стеариновая 43  
— уксусная 253  
— усниновая 389  
— уроносовая 48  
— фазеолевая 447  
— фолиевая 372  
— фосфатидная 368  
— фосфорная 285, 288, 320  
— фумаровая 376, 392  
— церотиновая 369  
— пикаконитовая 376  
— шикимовая 447  
— щавелевая 376

- щавелевоуксусная 331
- щавелевоянтарная 376
- яблочная 376
- янтарная 376
- Кинины 446—446
- Клетка 29
  - химический состав 33
- Клеточная оболочка 41
- Клеточный сок 43, 64
- Клетчатка 41, 491
- Клубеньки на корнях бобовых 332
- Клубеньковые бактерии 337
- Коацерваты 52
- Когезия 138
- Кокани 324
- Колины 459
- Коллоиды 53
- Колумелла 426
- Компартментация 89
- Компартменты 89
- Константа Михаэлиса 77
- Корневое давление 118
- Корневой перехват 318
- Корневые волоски 306
- Корреляция 430, 431
- Кофермент 69, 71
- Коэффициент завядания 126
- использования солнечной энергии 228, 229
- эффективности фотосинтеза 222
- Крахмал 49, 491
- Крахмалсинтетаза 357
- Кремний 289
- Криопротекторы 410
- Криптоксантин 166
- Кристы 59
- Критические периоды в жизни растений 502
- Кроцетин 169
- Кроцин 169, 482
- Ксантофиллы 158, 167, 483
- Ксероморфизм 142
- Ксиланы 50
- Ксилоза 48
- Культура изолированных клеток тканей 408
- Кутикула 151
- Лактоза 49
- Ламеллы 154
- Латекс искусственный 147
- натуральный 147, 386
- Леггемоглобин 337
- Легумин 476
- Ледяная корка 518
- Лейкоантоцианы 406
- Лейкопласты 59, 390
- Лейцины 481
- Лектины 41
- Лецитин 287, 369
- Лиазы 82
- Лигазы 83
- Лигнин 64, 380
- Лизин 36
- Лизосомы 61
- Липолин 166
- Липаза 365, 366
- Липиды 42, 43, 365, 450
- Липоиды 367
- Липоксигеназа 81, 366
- Липопротеиды 370
- Липофанероз 159
- Лупанин 388
- Лузинин 388
- Лутеолин 384
- Лютенин 164, 166, 448, 483
- Магний 293
- Магнитотропизм 435
- Макроспорогенез 487
- Макроэлементы 296
- Мальвидин 381
- Маллтоза 49, 355, 496
- Маннит 93
- Манноза 49
- Марганец 302
- Массовый поток 318
- Матрикс 58
- Медь 301
- Мезоплазма 53
- Мезофиты 510
- Мембраны 64
- Меристема 405, 406
- Метаболизм 353, 393
- Метаболиты 391
- Металлы 289
- Метанол 160
- Метнионин 36, 449, 481
- Метод ментора 460
- электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) 437
- Микоксантин 166
- Микориза эктотрофная 323
- эктоэндотрофная 323
- эндотрофная 323
- Микотрофизм 325
- Микропиле 488
- Микроскоп растровый 15
- Микросомы 362
- Микроспорогенез 487
- Микроэлементы 280, 296
- Минеральное питание растений 280
- Минеральные вещества 280
- Мирицетин 384
- Митохондрии 57
- Мицеллы 53
- Молекулярный азот 337
- Молибден 303, 337
- Моногалактозилдиглицерид 44
- Монокарпические растения 457, 502
- Моносахариды 491
- Морозоустойчивость 511
- Морфин 324
- Морфогенез 408, 450, 468
- Моторная зона 436
- Мочевина 343
- Направления в физиологии растений 6, 7
- Наследственность 456, 475, 504
- Настии 428
- Натрий 292
- Нафтохинон, см. Витамин К
- Неметаллы 284
- Неоксантин 168
- Никотин 311, 387
- Никотинамидадениндинуклеотид (НАД) 69, 240
- Никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) 69, 240
- Никтинастические движения 428
- Нитрагин 336
- Нитратредуктаза 330
- Нитраты 269, 330
- Нитрификация 329
- Нитрогеназа 338
- Нонакозан 369
- Норбиксин 166
- Нуклеиновые кислоты 37, 360, 420
- Нуклеогистон 41
- Нуклеозиддифосфатсахара 357
- Нуклеоплазма 56
- Нуклеопротеиды 41, 358
- Нуклеотиды 286
- Нутации 429, 430
- Обмен веществ 353
- Овальбумин 40

- Оксидазы 241  
 Оксидоредуктазы 80  
 Оксисомы 57  
 Октакозанол 369  
 Олигосахариды 48, 356  
 Онтогенез 456, 502  
 Оперон 477  
 Оплодотворение 481  
 Опыление 480  
 Органеллы растительной клетки 57  
 Осмиофильные глобулы 57  
 Осмос 105, 106  
 Осмотическое давление 106, 107
- Папаин 358  
 Парастрофия 215  
 Партенокарпия 443, 488  
 Пасока 120, 308, 311, 400  
 Пектаза 81  
 Пектин 64, 498  
 Пектиновые вещества 50  
 Пеларгонидин 380  
 Пенициллин 389  
 Пентозаны 490  
 Пентозофосфатный цикл 255—258  
 Пентозы 48  
 Пеонидин 381  
 Пепсин 358  
 Пептидгидролаза 358  
 Переаминирование 331  
 Передвижение воды 137  
 Пермеазы 97  
 Пероксидазы 80  
 Пероксисомы 203  
 Петунидин 381  
 Пигменты хлоропластов 157, 158  
 Пиноцитоз 307  
 Пиридин 240, 387  
 Пиридоксин, см. Витамин В<sub>6</sub>  
 Пиримидин 361  
 Пирогаллол 73  
 Пирролидин 387  
 Пиррол 160  
 Пиррольные кольца 160, 162  
 Пируватдекарбоксилаза 71  
 Питание азотом 326  
 Питательная смесь 282  
 — Гельригеля 282  
 — Кюпа 282  
 — Прянишникова 282  
 Плазмалемма 65, 467, 469, 513  
 Плазмодесмы 32, 101, 397  
 Плазмолиз 108  
 — колпачковый 109  
 — судорожный 109  
 Пластиды 58  
 Пластические вещества 490  
 Пластом 57  
 Пластохинон 184, 186  
 Плач растений 118  
 — — весенний 122  
 — — летний 122  
 Поглощающая способность почвы 316  
 Пойкилоксерофиты 510  
 Покой растений 418  
 — — вынужденный 418  
 — — глубокий 418  
 Полегание растений 520  
 Поликарпические растения 457  
 Полиозы 46, 356  
 Полиплоидия 403  
 Полирибосомы 60  
 Полисахариды 49  
 Полисомы, см. Полирибосомы  
 Полифенол 80  
 Полифенолоксидаза 241  
 Полифосфаты 288
- Полярность 430—432  
 Порфириновое ядро хлорофилла 160  
 Порфирины 165  
 Постулат Эйнштейна 178  
 Потенциал действия 437, 438  
 — покоя 438  
 Поток восходящий 137  
 — пластических веществ 137  
 Присоски 525  
 Правило Вант-Гоффа 266  
 Проламины 40  
 Проллин 481  
 Пропластиды 155, 156  
 Протамины 56  
 Протеазы 449  
 Протенды 41, 357  
 Протенны 40, 357  
 Протонная помпа 442  
 Протопласт 31  
 Протофиллин 174  
 Протохлорофилл 174  
 Протохлорофиллид 174  
 Птеридин 372  
 Пурпурогаллин 80  
 Путресцин 268
- Раздражения 436  
 — механические 436  
 — химические 436  
 — электрические 436  
 Раздражимость 436  
 Раздревеснение 490  
 Раствор гипертонический 108  
 — гипотонический 108  
 — изотонический 108  
 Растения  
 — длинного дня 461  
 — короткого дня 461  
 — нейтрального дня 461  
 Рафиноза 49, 496  
 Реакционный центр 189  
 Реакция Крауса 164  
 — Хилла 181  
 Регенерация 409  
 Редупликация 475  
 Репрессор 477  
 Ретарданты 450, 521  
 Ретинен 166  
 Реутилизация 319, 322, 400  
 Рибоза 361  
 Рибонуклеаза 76, 361  
 Рибонуклеиновая кислота 76, 361  
 — информационная (матричная) 362, 363  
 — рибосомальная 362  
 — транспортная 362  
 Рибосомы 60, 362  
 Рибофлавин 71, 241, 371  
 Ризосфера 312, 326  
 Ритмичность роста 421  
 Ридинин 387  
 Рост 402  
 Рубиксантин 166  
 Рутин 385
- Салиденол 379  
 Салицин 379  
 Самовоспроизведение 101  
 Саморегуляция 408, 439, 477  
 Сахароза 356  
 Сахароза 49, 396, 491, 496  
 Сахаросинтаза 356, 496  
 Светокультура растений 223—226  
 Свободная энергия 110  
 Свободное пространство 89, 307, 395  
 Свободные радикалы 437, 451  
 Сеникация 455  
 Седогептулоза 48  
 Сейсмоанти 428



- Сенсорная зона 436  
 Сера 287  
 Серин 203  
 Силиказы 289  
 Симазин 454  
 Симплазма 101  
 Симпласт 101  
 Синергиды 488  
 Синергизм 315, 445, 449  
 Синигрин 379  
 Синтез белков 362—364  
 Синтетазы 79  
 Ситостерол 370  
 Созревание 498  
 Соланины 379  
 Солевое дыхание 269  
 Солеустойчивость 520  
 Соли кислые 308  
 — нейтральные 308  
 — физиологические 308  
 — щелочные 308  
 Солодовый сахар 49  
 Сосущая сила 111, 114  
 Спин 190  
 Стахиоза 49  
 Стероиды 367  
 Стероли 370  
 Стимуляторы роста 406  
 Стипаксерофиты 510  
 Стратификация 419, 420  
 Стрептомицин 389  
 Строма хлоропласта 153  
 Сублимация 25  
 Суккуленты 201  
 Сукцинатдегидрогеназа 74, 241, 392  
 Сульфолипиды 44  
 Сульфохинозиддиглицерид 44  
 Сульфурилаза 285  
 Сферосомы 61  
 Таксисы 428  
 Теория ферментативного катализа 74  
 Термопериодизм 469  
 Тиамин, см. Витамин В<sub>1</sub>  
 Тилаконды 153  
 Тимин 361  
 Токоферол 371  
 Тонoplast 53, 65, 295  
 Тотипотентность 476  
 Транслосомы 61  
 Трансляция 475  
 Транспирационный коэффициент 128  
 Транспирация 120  
 — висустьичная 133  
 — интенсивность 127  
 — кутикулярная 132  
 — продуктивность 128  
 — устьичная 129  
 Трансферазы 79  
 Треонин 481  
 Триглицериды 366  
 Триозофосфаты 396  
 Триозы 47  
 Триплеты 365  
 Триптофан 37, 85  
 Триптофансинтетаза 85  
 Трихобласты 306  
 Тропизмы 422  
 Тургорное давление 113, 114  
 Убихинон 244  
 Углеводы 46  
 Ультрамикрорезлементы 281  
 Уравнение Михаэлиса — Ментен 77  
 Урацил 361  
 Уридинмонофосфат 356  
 Уридинтрифосфат 357  
 Устойчивость растений 527  
 — — анатоми-морфологическая 527  
 — — физиологическая 527  
 — — химическая 527  
 Устьица 130, 131  
 Фазеолин 40  
 Феллоген 406  
 Фенантрин 370  
 Фенилгидразин 75  
 Фенилмеркурацетат 147  
 Фенотип 403  
 Феофитин 165  
 Ферредоксин 186  
 Ферменты 68  
 — адаптивные 84  
 — активный центр 74  
 — аллостерические 85, 86  
 — иммобилизованные 86  
 — индуцированные 85  
 — конститутивные 84  
 — респрессивные 85  
 Ферон 69  
 Ферредоксин 186  
 Физиологически активные вещества 452  
 Фикобилины 158  
 Фикоциан 158, 469  
 Фикоксеритрин 158  
 Фитин 286  
 Фитогормоны 440, 478  
 Фитол 160, 161  
 Фитонциды 389  
 Фитохром 364, 464  
 Флавинадениндинуклеотид 358  
 Флавиномононуклеотид 71, 241  
 Флавонолы 380, 383  
 Флавоны 380, 381  
 Флавопротениды 330  
 Флориген 450, 471  
 Флоэма 395  
 Флуоресценция 162, 205  
 Фосфатазы 515  
 Фосфатиды 284, 287, 368  
 Фосфаденозинфосфосульфат (ФАСФ) 285  
 Фосфогексонзомераза 248  
 Фосфогликокиназа 248  
 Фосфогликолат 196  
 Фосфолипазы 44  
 Фосфолипиды 370  
 Фосфопротеины 40  
 Фосфор 286  
 Фосфорилазы 355, 357, 491  
 Фосфофераза 259  
 Фотодыхание 202, 203  
 Фотоллиз воды 181  
 Фотон 178  
 Фотопериодизм 460, 461  
 Фотосенсибилизатор 180  
 Фотосинтез 149  
 — бактериальный 201, 202  
 — С<sub>4</sub>-путь 197—202  
 — эндогенная регуляция 203, 204  
 Фотосинтетическая единица (ФЕ) 188  
 Фотосинтетический потенциал растений 231  
 Фототаксис 214  
 Фототропизм 460  
 Фотофосфорилирование 184, 293, 398  
 Фруктоза 48, 49  
 Фузариоз 321  
 Фузикоцин 448  
 Фукоксантин 158  
 Фумараза 241  
 Фунигицы 527  
 Халконы 384  
 Хелаты 51, 297  
 Хемосинтез 201, 202  
 Хемосорбция 337  
 Хемотропизм 427

Химизм дыхания 238  
— — анаэробного 247  
— — аэробного 250  
Химический потенциал 107, 109  
Хинон 242  
Хлор 288  
Хлороглобин 172  
Хлороз 302, 310, 342  
Хлоропласты 151  
— онтогенез 155  
— химический состав 157  
Хлорофилл *a* 158  
Хлорофилл *b* 158  
Хлорофиллаза 83, 175  
Хлорофиллид 156  
Хлорофиллиновая кислота 160  
Хлорохлинхлорид 521  
Холин 369  
Холодоустойчивость 511  
Хондриом 57  
Хондриоплазма 58  
Хроматин 517  
Хромопласты 159  
Хромопротеиды 384  
Хромосомы 56, 365  
  
Целлобиоза 49  
Целлюлоза 62, 497  
Цианкобаламин 304  
Цианидин 380, 381  
Цикл глиоксилатный 253  
— ксантофилловый 170  
— пентозофосфатный 255  
— трикарбоновых кислот 252  
— фотосинтетический 194  
Циклопарафины 318  
Цинк 300  
Цистеин 35, 38  
Цистин 38  
Цитозин 361  
Цитокинины 445  
Цитоплазма 56, 393  
Циторриз 115  
Цитосомы 61

Цитохромоксидаза 81  
Цитохромы 81  
Цитруллин 343

Чаконины 379  
Число йодное 45  
— кислотное 45  
— омыления 45

Эдестин 40  
Экзина 170, 482  
Элайопласты 57  
Электронно-транспортная цепь, ЭТЦ 183  
Электроосмос 139  
Эндоплазматическая сеть 56  
Эндоплазматический ретикулум 61  
Энзимология 69  
Энзимы, см. Ферменты  
Энидин 381  
Энин 381  
Энолаза 200  
Энтальпия 24  
Энтропия 234  
Эпиблема 306  
Эпидермис 306  
Эпинастия 428, 450  
Эпистрофия 215  
Эпитема 122  
Эргостерол 370  
Этилен 449, 450, 499  
Этиленгликоль 93  
Этиловый спирт 246  
Этилхлорофиллид 162  
Этиоляция 87, 416  
Этрел 450  
Эфиризация 419  
Эффект Эмерсона 183  
Эффектор 478  
Эхиненон 166

Явление покоя 417  
Ядро клеточное 55  
Ядрышко 55  
Яровизация 470

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>Введение</b>	3
Предмет физиологии растений и основные направления исследований	3
Краткая история физиологии растений	8
Методы физиологии растений	14
Задачи физиологии растений	16
<b>Физиология и биохимия растительной клетки</b>	17
Сущность жизни и характерные свойства живого организма	17
Анализ и синтез (интегратизм) в биологии	18
Физико-химические основы энергетики растительной клетки	21
Клетка как носитель жизни	29
Клеточные структуры	55
Мембранные системы клетки и их проницаемость	64
Биокатализаторы-ферменты	68
Клетка как целостная живая система	88
Биоэлектрические потенциалы и токи в клетке	91
Поглощение и выделение веществ и энергии клеткой	92
Взаимосвязь и взаимодействие клеток в тканях и органах целостного растения	101
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	102
<b>Водообмен у растений</b>	103
Растительная клетка как осмотическая система	105
Понятие о химическом потенциале воды и водном потенциале клетки	109
Поглощение воды растительной клеткой	113
Корневая система как орган поглощения воды. Корневое давление	116
Влияние внешних условий на поглощение воды растением	123
Водоудерживающие силы почвы. Коэффициент завядания	125
Транспирация	126
Передвижение воды в растении	137
Влияние избытка воды на растение	143
Физиологические основы орошения сельскохозяйственных культур	144
Антитранспираты	146
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	148
<b>Фотосинтез</b>	149
Лист как орган фотосинтеза	150
Хлоропласты	151
Особенности строения, физические и химические свойства хлорофиллов	159
Химические и физические свойства каротиноидов, их роль в растении	165
Фикобилины	171
Состояние хлорофилла в живых пластидах	172
Биофизика и биохимия фотосинтеза	177
Карбоксилирование, фотосинтез как окислительно-восстановительный процесс	192
Особенности фотосинтеза у некоторых видов растений тропического происхождения (C <sub>4</sub> -путь фотосинтеза)	197

Фотосинтез у бактерий	201
Фотодыхание	202
Эндогенная регуляция фотосинтеза	203
Замедленная флуоресценция и использование ее для оценки состояния фотосинтетического аппарата растений	205
Влияние внешних условий и особенностей растений на фотосинтез	207
Фотосинтез и урожайность	226
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	233
<b>Дыхание растений</b>	234
Дыхательный коэффициент	236
Химизм дыхания	238
Окислительно-восстановительные системы растений	240
Анаэробное и аэробное дыхание	245
Глюкосилатный цикл	253
Пентозофосфатный цикл	255
Превращение энергии при биологическом окислении и энергетика дыхательных процессов	258
Хемиосмотическая гипотеза окисления и фосфорилирования	263
Зависимость дыхания растений от условий среды и отдельных факторов.	
Способы управления дыханием растений	266
Взаимосвязь между фотосинтезом и дыханием	274
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	279
<b>Минеральное питание растений</b>	280
Диагностика потребности растений в элементах минерального питания и питательной ценности почв	282
Физиологическая роль элементов минерального питания	284
Учение о биогеохимических провинциях	304
Корневая система как орган поглощения, усвоения минеральных солей и обмена веществ	305
Антагонизм ионов и уравновешенные растворы. Синергизм и аддитивность	313
Особенности почвы как субстрата, питающего растение	315
Механизмы поступления питательных веществ из почвы в корни растений	318
Корневые выделения, вторичное использование (реутилизация) элементов	319
Реакция растений на содержание в почве солей кальция и концентрацию водородных ионов	322
Микориза и ризосфера	323
Питание растений азотом	326
Минеральные удобрения и урожайность	339
Физиологические основы применения удобрений	340
Лист как орган интегральной информации о питании растения	344
Особенности минерального питания при орошении сельскохозяйственных культур	345
Выращивание растений без почвы. Гидропоника	346
Теория интегрирования питания растений	350
О генетике минерального питания	351
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	352
<b>Обмен и транспорт органических веществ в растениях</b>	353
Превращение углеводов	353
Биосинтез и превращение белков	357
Биосинтез липидов	365
Биосинтез жирных кислот и жиров	367
Состав и свойства растительных восков, фосфатидов и стероидов	368

Важнейшие витамины и их роль в растениях . . . . .	370
Вещества вторичного происхождения . . . . .	375
Конституционные и запасные вещества . . . . .	390
Метаболиты и антиметаболиты (ингибиторы) . . . . .	391
Взаимосвязь процессов обмена веществ . . . . .	392
Транспорт органических веществ в растении . . . . .	394
<i>Вопросы для самоконтроля</i> . . . . .	401
<b>Рост растений</b> . . . . .	402
Зависимость роста от генетических факторов . . . . .	403
Прорастание семени . . . . .	404
Фазы роста и их особенности . . . . .	405
Культура изолированных растительных клеток и тканей . . . . .	408
Типы роста органов растений. Периодичность роста . . . . .	412
Влияние температуры, света, влажности почвы и воздуха на рост растений . . . . .	415
Явление покоя . . . . .	417
Периодичность и ритмичность роста растений . . . . .	421
Движения растений . . . . .	422
Взаимодействие органов растения. Корреляция и полярность . . . . .	430
Влияние электрического и магнитного полей на рост и развитие растений . . . . .	433
Раздражимость, возбуждение, биоэлектрическая поляризация . . . . .	436
Системы регуляции, координации и интеграции процессов и функций растительного организма . . . . .	438
Учение о фитогормонах и природных ингибиторах растений . . . . .	440
Синтетические аналоги физиологически активных веществ. Гербициды . . . . .	451
Дефолианты и десиканты. Сеникация . . . . .	454
<i>Вопросы для самоконтроля</i> . . . . .	455
<b>Развитие растений</b> . . . . .	456
Понятие об онтогенезе . . . . .	456
Фотопериодизм . . . . .	460
Фитохромная система растений . . . . .	464
Термопериодизм . . . . .	469
Гормональная теория развития растений . . . . .	470
Теория циклического старения и омоложения растений . . . . .	472
Молекулярная теория индивидуального развития растений . . . . .	474
Физиология опыления и оплодотворения растений . . . . .	480
Макроспорогенез, микроспорогенез, гаметогенез и оплодотворение у покрытосемянных . . . . .	487
<i>Вопросы для самоконтроля</i> . . . . .	489
<b>Созревание семян, плодов и других продуктивных частей растений</b> . . . . .	490
Созревание зерновых злаков и бобовых культур . . . . .	490
Созревание семян масличных культур . . . . .	492
Созревание клубнеплодов и корнеплодов . . . . .	493
Особенности созревания сочных плодов . . . . .	497
Основные закономерности изменения качества урожая в зависимости от почвенно-климатических условий . . . . .	499
<i>Вопросы для самоконтроля</i> . . . . .	503
<b>Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений</b> . . . . .	504
Жароустойчивость и засухоустойчивость . . . . .	504
Характеристика различных групп растений по их отношению к водному режиму . . . . .	509
Холодоустойчивость и морозоустойчивость . . . . .	511

Повреждения озимых растений в осенний, зимний и весенний периоды	518
Реакция растений на засоление почвы	519
Устойчивость к полеганию	520
Метаболизм органических загрязнителей воздуха (ксенобиотиков) в растениях	521
Газоустойчивость	523
Устойчивость к болезням	524
Химическое взаимодействие растений, или аллелопатия	527
Вопросы для самоконтроля	529
<b>Заключение</b>	530
Литература	532
Предметный указатель	534

**Лебедев Сергей Иванович**

## **ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

Зав. редакцией *А. С. Максимова*

Редактор *Л. М. Нефедова*

Художественный редактор *А. И. Бершачевская*

Технические редакторы *В. А. Боброва, Л. А. Бычкова*

Корректор *М. Ф. Казакова*

ИБ № 6260

Сдано в набор 23.03.88. Подписано к печати 28.07.88. Формат 60×88<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага тип. № 2. Гарнитура Литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 33,32. Усл. кр.-отт. 33,32. Уч.-изд. л. 35,98. Изд. № 267. Тираж 26 500 экз. Заказ № 187. Цена 1 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, Москва, 113105, Нагатинская ул., 1.